UNIVERSITY OF HAWAII LIBRARY

ZEITSCHRIFT

FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

H. BAUER · A. KÜHN · G. MELCHERS

F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE

82. BAND 3./4. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 86 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 3. DEZEMBER 1948)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

SPRINGER-VERLAG

1948

Z. Vererbungslehre

Preis M 39.60

Die **„Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre"** erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften. Der Band umfaßt etwa 40—50 Druckbogen.

Manuskripte sind *unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung* an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Dr. Hans Bauer, (23) *Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Banter Seedeich,*

Professor Dr. Alfred Kühn, (14b) *Hechingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie oder Tübingen, Zoologisches Institut, Hölderlinstraße 12,*

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Wilhelmstraße 5,*

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, (17b) *Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9-11,*

Professor Dr. Klaus Pätau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, (19b) *Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von M 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle **Korrekturen** sind an
Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Wilhelmstraße 5,*
alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den
Springer-Verlag, (17a) *Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24*
zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:
G. Melchers für die Westzonen
H. Stubbe für die Ostzone

Springer-Verlag.
Heidelberg
Berlin-Charlottenburg 2

Inhaltsverzeichnis auf Seite III

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin Baur-Institut, Voldagsen.

ÜBER REZIPROK VERSCHIEDENE SIPPENBASTARDE BEI EPILOBIUM HIRSUTUM.

VII. VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS PLASMON DER HIRSUTUM-SIPPE JENA UND DER IHM ÄHNLICHEN PLASMONE.

Von

P. MICHAELIS.

Mit 15 Textabbildungen.

(Abgeschlossen und in einigen Exemplaren verteilt November 1944, angenommen November 1944.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 343
B. Vorversuche 344
C. Methodische Bemerkungen 346
D. Der Vergleich des *hirsutum*-Jena-Plasmons mit dem Plasmon der *hirsutum*-Sippen Klausenburg, Saaleufer, Fuchsturm, Kölleda und Kalksee 347
I. Vergleich der Plasmone von *hirsutum* Jena und Klausenburg 347
a) Die Einkreuzung von *hirsutum* Coimbra als Auslösersippe (Wachstum S. 348, Blattform S. 349, Blütenbildung S. 352, Ergebnis S. 352) 347
b) Die Einkreuzung von *hirsutum* Kew *albiflorum* als Auslösersippe 354
c) Die Einkreuzung von *hirsutum* München als Auslösersippe 354
d) Die Einkreuzung von *hirsutum* Erlangen als Auslösersippe 355
e) Die Rückkreuzungen 356
II. Vergleich des Plasmons der *hirsutum*-Sippe Jena mit den Plasmonen der Sippen Fuchsturm, Saaleufer, Kölleda und Kalksee 356
a) Die F_1-Kreuzungen 356
b) Die Wuchsunterschiede der Dreifachkreuzungen 360
c) Die Blattbreitenunterschiede der Dreifachkreuzungen 362
d) Die Fertilität und Blütengrößen der Dreifachkreuzungen 364
e) Die Rückkreuzungen 365
E. Der Vergleich der verschiedenen *hirsutum*-Plasmone untereinander 366
I. Die Unterschiede der reziproken F_1-Kreuzungen 367
II. Die Dreifachkreuzungen 368
a) Die Wuchsunterschiede 368
b) Die Unterschiede der Blattform 374
c) Die Unterschiede der Pollenfertilität 377
F. Diskussion 378
G. Zusammenfassung 382
Literatur 383

A. Einleitung.

Nachdem der eindeutige Nachweis einer plasmatischen Vererbung bei *Epilobium* erbracht war (MICHAELIS 1929, 1933, 1938), wurde versucht, die Wechselwirkungen zwischen Plasmon und Genom aufzuhellen, die zu den Reziprokenunterschieden[1] der Bastarde führen. Über das Ergebnis dieser Versuche ist in

[1] Ich verdanke Herrn Prof. RENNER den Hinweis, daß der Ausdruck: „reziproke Unterschiede" nicht korrekt ist, da Unterschiede immer reziprok sind.

mehreren Veröffentlichungen (MICHAELIS I—VI. 1940—42) berichtet worden. Es wurde hierbei zu den Kreuzungen eine *hirsutum*-Sippe aus dem Botanischen Garten Jena verwendet, die besonders große und leicht faßbare Reziprokenunterschiede vor allem in der vegetativen Phase ergibt. Das Plasmon dieser Sippe Jena unterscheidet sich von den Plasmonen aller übrigen bis dahin bekannten *Epilobium*-Arten und Sippen durch die Eigenschaft, in Verbindung mit vielen Bastardgenomen Störungen der vegetativen Entwicklung hervorzurufen (MICHAELIS 1938).

Es war nun in mehrfacher Beziehung wünschenswert, auch noch andere Plasmone kennenzulernen und in die Versuche einzubeziehen. Nur der Vergleich und die Analyse zahlreicher verschiedener Plasmone wird unser Wissen über das Plasmon vertiefen und wird Rückschlüsse über die Wirkungsweise des Plasmons, über die Entstehung der Plasmonunterschiede und schließlich auch über die Natur des Plasmons erlauben.

Zur Auffindung und Feststellung solcher Plasmonunterschiede wurde ein umfangreiches Sortiment verschiedener *Epilobium-hirsutum*-Sippen — auch solcher aus der Umgebung Jenas — untersucht. Überraschenderweise ergab sich, daß sich alle Reziprokenunterschiede vornehmlich in 2 Gruppen einordnen lassen: In der ersten, häufigsten Gruppe treten in den reziproken Kreuzungen nur Unterschiede der Pollenfertilität auf. Über weitere Versuche mit derartigen Sippenplasmonen wird an anderer Stelle zu berichten sein (MICHAELIS 1948, VIII). In der zweiten, selteneren Gruppe wurden aber auch Reziprokenunterschiede während der vegetativen Entwicklung aufgefunden. Die hier beobachteten Unterschiede entsprachen in hohem Maße denen, die bei den Kreuzungen mit der Sippe Jena gefunden worden waren (MICHAELIS 1942a). Es war anzunehmen, daß das Plasmon dieser Sippen dem der *hirsutum*-Sippe Jena mehr oder minder ähnlich ist. Über die Untersuchungen mit diesen Sippen soll hier ausführlicher berichtet werden. Es soll damit auch die Grundlage für die in Zukunft durchzuführenden Versuche über Plasmonkombinationen gelegt werden.

B. Vorversuche.

Nach den bisherigen Versuchen geben sich Plasmonunterschiede nicht ohne weiteres zu erkennen. Sie rufen erst nach Einlagerung bestimmter „plasmaempfindlicher" Genome, bzw. nach Herstellung „plasmaempfindlicher" Genkombinationen, Entwicklungsstörungen hervor. Will man Plasmonunterschiede erkennen, ist es nötig, einen Partner mit „plasmonempfindlichen" Genen zur Kreuzung zu verwenden. Besonders geeignete Träger solcher Gene sind *Epilobium luteum* und *Epilobium hirsutum* Kew *albiflorum*. Das *Epilobium-hirsutum*-Sortiment wurde zu diesem Zwecke mit Hilfe dieser beiden Kreuzungen systematisch durchsucht.

Tabelle 1 gibt die bisher erhaltenen Ergebnisse wieder, soweit sie sich auf Plasmone beziehen, die ähnliche Entwicklungsstörungen geben wie das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena.

An anderer Stelle wurde schon kurz geschildert, daß mit Hilfe der *E. hirsutum* Kew *albiflorum*-Kreuzungen mehrere *hirsutum*-Sippen gefunden wurden, die ganz ähnliche Reziprokenunterschiede zeigten, wie die Kreuzungen mit *hirsutum* Jena. Sie sind dort durch einige Abbildungen und Messungen belegt (MICHAELIS 1942a). Einige weitere Angaben werden weiter unten zu bringen sein. Hier sei nur noch kurz auf die Kreuzungen mit *E. luteum* eingegangen.

Sämtliche *luteum*-Bastarde der in Tabelle 1 angeführten Sippen, gleichgültig, ob sie reziprok verschieden sind oder nicht, unterscheiden sich untereinander in verschiedenen

Tabelle 1. *Testkreuzungen am Epilobium-hirsutum-Sippensortiment zwecks Aufsuchung von Plasmonunterschieden.*

Geographische Herkunft der *E. hirsutum* Sippen	Anzahl der vorhandenen Sippen	Anzahl der untersuchten Sippen durch Kreuzung mit *E. hirsutum* Kew *albiflorum*	Anzahl der untersuchten Sippen durch Kreuzung mit *E. luteum*	Anzahl der untersuchten Sippen insgesamt	Sippen mit *hirsutum* Jena-ähnlichem Plasmon: Anzahl	Sippen mit *hirsutum* Jena-ähnlichem Plasmon: Sippenbezeichnung, Sippen aus Botanischen Gärten *kursiv*
Thüringen	43	6	19	22	8+*1*	*Jena*, Saaleufer, Fuchsturm, Lobeda, Stadtroda, Dornburg, Kölleda naß, Kölleda trocken, Kölleda Graben
Norddeutschland .	119	66	96	106	1	Kalksee (b. Rüdersdorf, Mark Brandenburg)
Ostdeutschland . .	64	10	42	44	1	Neustadt (Oberschlesien)
Süddeutschland . .	136	30	73	82	—	—
Westdeutschland .	67	17	32	36	*1*	*Essen*
Nordeuropa . . .	29	11	20	22	1	Saltbeekvig (Seeland, Dänemark)
Osteuropa-Asien .	63	18	25	26	*2*	*Klausenburg, Laibach*
Südeuropa	28	9	10	12	—	Xanthi? Attika? (Vgl. Michaelis VIII, 1948).
Westeuropa-Afrika	46	22	39	41	—	—
Σ	595	189	356	391	15	

Eigenschaften, z. B. in Wuchs, Blattform, Blütengröße usw. Es ist bekannt (Michaelis 1938), daß diese Eigenschaften im wesentlichen durch eine relativ eng begrenzte Zahl von Genen bedingt sind. Diese Eigenschaften zeigen natürlich keinerlei Reziprokenunterschiede. Bei den *luteum*-Kreuzungen der in Tabelle 1 namentlich erwähnten *hirsutum*-Sippen entstehen nun zusätzlich deutliche Reziprokenunterschiede durch Entwicklungsstörungen im Plasma der betreffenden *hirsutum*-Sippe (vgl. Abb. 1 und 12 bei Michaelis 1942. V. S. 448). Es handelt sich vor allen Dingen um eine in die Augen fallende Melierung der Blätter (Abb. 1) und um Stauchungen und Wachstumsverzögerungen, in deren Gefolge einerseits Zwerg- und Polsterwuchs, andererseits auch Verkleinerungen und Verkrümmungen der Blätter entstehen können. Schließlich entstehen weiter Unterschiede durch eine Störung der Pollenfertilität (vgl. Abb. 1 bei Michaelis 1938, S. 443), die auch die übrigen Blütenteile in Mitleidenschaft zieht, so daß je nach der Intensität der Störung die Blütenblätter ± reduziert werden, die Knospen frühzeitig vertrocknen oder ihre Anlage völlig unterbleibt. Diese sehr charakteristischen Eigenschaften sind nun allen den verschiedenen *luteum*-Bastarden der in Tabelle 1 namentlich erwähnten Sippen gemeinsam, und sie gleichen auch den Entwicklungsstörungen, die an dem *luteum*-Bastard der *hirsutum*-Sippe Jena auftreten.

Im übrigen unterscheiden sich die einzelnen Bastarde mit *hirsutum*-Plasma nur noch quantitativ im Manifestationsgrad der Entwicklungsstörungen. Die Störungen sind bei den Bastarden z. B. der Sippen Klausenburg, Laibach, Neustadt und der meisten thüringischen Sippen sehr stark. Die Melierung ist sehr auffällig, die Blätter sind klein, die Pflanzen zu kleinen Pölsterchen reduziert. Die Knospen werden entweder überhaupt nicht angelegt oder bleiben frühzeitig stecken. Demgegenüber sind bei den *E. luteum*-Bastarden der Sippen Kalksee, Saltbeekvig und Essen die an sich durchaus ähnlichen Entwicklungsstörungen recht gering. Pflanzen und Blätter sind nur wenig kleiner als reziprok, es werden auch relativ gut entwickelte, allerdings völlig sterile Blüten gebildet. Das, was aber auch hier die Ähnlichkeit mit den *luteum*-Bastarden der *hirsutum*-Sippe Jena und der übrigen Sippen in besonderem Maße herstellt, ist die deutliche Melierung aller Blätter. Es ist sogar das Blaurot der Kronblätter in ähnlicher Weise wolkig und fleckig meliert wie das Grün der Laubblätter.

Es läßt sich also einerseits eine bedeutende Ähnlichkeit zwischen den einzelnen *luteum*-Bastarden feststellen, aus der man auf eine ähnliche Reaktionsnorm der Plasmone schließen

könnte. Andererseits traten aber auch deutliche Unterschiede im Hemmungsgrad auf. Dennoch läßt das Aussehen dieser *hirsutum-luteum*-Bastarde, ebenso wie auch das Aussehen anderer F_1-Bastarde noch keine Entscheidung zu, ob die quantitativen Unterschiede nur auf einer verschieden stark auslösenden Wirkung der einzelnen *hirsutum*-Genome oder aber auf Unterschieden der Plasmone selbst beruhen. Da sämtliche Eigenschaften ein Produkt des gesamten genetischen Systems sind, sind beide Möglichkeiten gleichermaßen gegeben. Erst eine weitere, genauere Analyse vermag hierüber eindeutigen Aufschluß zu geben.

Abb. 1. Blätter verschiedener *E. hirsutum* × *luteum*-Bastarde. Rechts ein Blatt eines typischen Bastardes mit *E.-luteum*-Plasma (die verschiedenen Bastarde unterscheiden sich nicht wesentlich), links mehrere Blätter der Bastarde mit *E.-hirsutum*-Plasma. Von oben nach unten: *hirsutum* Kalksee, Neustadt, Saaleufer und Klausenburg × *luteum*.

C. Methodische Bemerkungen.

Der Vergleich der Plasmone zweier *hirsutum*-Sippen ist mittels der reziproken F_1-Kreuzungen, z. B. nach dem Schema *hirsutum* Jena ♀ *hirsutum* Saaleufer möglich. Dieser Weg ist aber oft nicht gangbar, da die Quantität und Qualität der „plasmaempfindlichen" Gene der entsprechenden Bastarde nicht oder kaum zur Manifestation der plasmatischen Unterschiede ausreicht. Der zweite Weg: Ein Vergleich von Kreuzungen mehrerer *hirsutum*-Sippen (z. B. Jena, Saaleufer) mit einem bestimmten, stark störenden Genotyp (z. B. Kew *albiflorum*) scheitert aber daran, daß bei der Kreuzung mit jeder dieser Sippen außer dem Plasmon auch ein jeweils verschiedenes Genom eingeführt wird. Es ist also notwendig, in die miteinander zu vergleichenden Plasmone völlig identische Genome oder identische Genomkombinationen einzulagern, so daß diese dann als gegebene Konstanten weitgehend vernachlässigt werden können. Die Herstellung solcher vergleichbarer Genomkombinationen ist am besten auf folgenden zwei Wegen möglich: Einmal kann man ein bestimmtes Genom auf dem Wege der mehrfachen Rückkreuzung mit dem Vater in die verschiedenen Plasmen einlagern, zum anderen lassen sich gleichartige Genkombinationen mittels Dreifachkreuzungen in einem bestimmten Plasma erhalten. Es werden dabei die beiden reziproken F_1-Kreuzungen sekundär mit einer dritten Sippe gekreuzt, die die „plasmaempfindlichen" Auslösergene enthält. Beide Wege haben ihre Vorteile und Nachteile.

Die Genomeinlagerung vermittels der Rückkreuzung ist ein sehr mühsamer und zeitraubender Weg, da die Rückkreuzung über mindestens 5—6 Generationen fortgeführt werden muß, bis wirklich vergleichbare Genome in den verschiedenen Plasmen liegen. Die Einlagerung führt aber nur dann zu lebensfähigen Pflanzen, wenn ein schwach oder gar nicht störendes Genom eingelagert wird. In diesem Falle kommt aber die das Plasmon kennzeichnende Entwicklungsstörung nicht zur Manifestation. Die mangelhafte Manifestation

der plasmatischen Unterschiede muß also dann erst nachträglich durch die Einkreuzung plasmaempfindlicher Gene behoben werden. Der Nachweis der Konstanz des *E. luteum*-Plasmons (Michaelis 1929, 1933) erfolgte auf diesem Wege. Der Vorteil dieser Methode ist, daß in sehr viele verschiedene Plasmen ein und dasselbe Genom eingelagert werden kann, wodurch ein vielseitiger, direkter Vergleich aller dieser Plasmen untereinander möglich wird. Über das endgültige Ergebnis solcher Rückkreuzungsreihen kann erst in späterer Zeit berichtet werden (Michaelis 1948a).

Demgegenüber geben die Dreifachkreuzungen den großen Vorteil einer relativ schnellen Untersuchungsmöglichkeit. Es werden die Sippen mit den zu vergleichenden Plasmonen reziprok miteinander gekreuzt und in die F_1-Bastarde Genome eingelagert, die die Reziprokenunterschiede auslösen. Ein Nachteil dieser Methode ist, daß auf diese Weise immer nur 2, höchstens in besonders günstigen Fällen 3 Plasmone miteinander verglichen werden können, weiterhin, daß infolge der Aufspaltungen in der zweiten Einkreuzungsgeneration nicht Einzelpflanzen, sondern ganze F_2-Familien verglichen werden müssen. Es ist daher nötig, eine relativ große Pflanzenzahl aufzuziehen. Zu beachten ist schließlich, daß durch reziprok verschiedene Gonen- oder Zygotenletalität der F_1-Mütter, bzw. der F_2-Pflanzen Fehler entstehen können.

An dieser Stelle soll nun über solche Dreifachkreuzungen berichtet werden. Es soll zuerst das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena mit den Plasmonen einer Anzahl anderer Sippen mit Hilfe der Kreuzung: [(*hirsutum*$_{Jena}$ $\overset{\varphi}{\times}$ *hirsutum*$_{Sippe}$) × auslösender *hirsutum*-Sippe] verglichen werden, dann einige der Sippenplasmone untereinander mit Hilfe der Kreuzung [(*hirsutum*$_{Sippe\ 1}$ $\overset{\varphi}{\times}$ *hirsutum*$_{Sippe\ 2}$) × *hirsutum*$_{a.\ Sippe}$].

Zur Auslösung der Reziprokenunterschiede wurden mehrere *hirsutum*-Sippen verwendet, da sich die einzelnen Sippenkreuzungen je nach der untersuchten Eigenschaft in verschiedenem Maße zur Analyse eignen. Aus der Reihe der verschieden stark störenden *hirsutum*-Sippen (Michaelis 1940. I) wurden die Sippen Erlangen (am schwächsten störendes Genom), München, Kew *albiflorum* und Coimbra (am stärksten störendes Genom) zur Einkreuzung in die reziproken F_1-Bastarde verwendet. Ihre Wirkung ist aus zahlreichen Kreuzungsreihen (z. B. Michaelis 1942. VI) gut bekannt.

D. Der Vergleich des hirsutum Jena-Plasmons mit dem Plasmon der hirsutum-Sippen Klausenburg, Saaleufer, Fuchsturm, Kölleda und Kalksee.

I. Vergleich der Plasmone von hirsutum Jena und Klausenburg.

Die *hirsutum*-Samenprobe aus dem Botanischen Garten Klausenburg gab eine Mischung der verschiedensten, meist heterozygoten Genotypen, die sich in den Kreuzungen verschieden verhielten. Die für alle hier zu besprechenden Kreuzungen verwendete Pflanze 1939. 207. 1 zeigte schon in der F_1-Kreuzung mit *hirsutum* Jena deutliche Reziprokenunterschiede, die sich allerdings im wesentlichen auf die Blütenregion beschränkten. Dabei erwies sich das Klausenburg-Plasma als das störende. In ihm ist die Blütengröße auf 75% der reziproken Kreuzung reduziert. Im Gegensatz zur vollfertilen Kreuzung mit Jena-Plasma bilden die (Klausenburg × Jena)-Pflanzen keinen lebenden Pollen mehr. Die ausführlichen Zahlen wurden schon an anderer Stelle (Michaelis 1942a) veröffentlicht. Die Eizellen sind aber normal funktionstüchtig, so daß hier, wie in den anderen Fällen, bei Verwendung der Bastarde als Mutter kein Fehler entsteht.

Die Einkreuzungen der vier verschiedenen *hirsutum*-Sippen in die reziproken F_1-Bastarde: *hirsutum* Jena × Klausenburg geben prinzipiell gleichartige Resultate, wenn sich auch die einzelnen Einkreuzungen je nach der zu untersuchenden Eigenschaft verschieden gut zur Analyse eignen. Sie bestätigen vollauf die schon an der F_1-Kreuzung festgestellten Plasmonunterschiede zwischen *hirsutum* Jena und *hirsutum* Klausenburg.

a) Die Einkreuzung von hirsutum Coimbra als Auslösersippe.

Die größten Reziprokenunterschiede entstehen bei der Einkreuzung der extrem stark störenden *hirsutum*-Sippe Coimbra. Es lassen sich hier vor allen

Dingen Unterschiede der vegetativen Entwicklungsphase untersuchen. Trotz einer sehr starken Aufspaltung der Dreifachkreuzungen, die im einzelnen eine große Verschiedenheit der Pflanzen und eine erhebliche Variationsbreite der Merkmale bedingt, lassen sich doch auf der einen Seite zwischen den vergleichbaren Kreuzungen mit verschiedenem Plasma große Ähnlichkeiten, auf der anderen Seite aber auch eindeutige Unterschiede feststellen.

Ein Vergleich der F_1-Bastarde *hirsutum* Klausenburg × Coimbra und *hirsutum* Jena × Coimbra (vgl. Michaelis 1940, I. Abb. 19—23), zeigt eine große Ähnlichkeit. Es liegt dieselbe Verzwergung und Stauchung der Pflanzen vor, dieselbe Melierung und Blattreduktion. Gegenüber diesen Eigentümlichkeiten scheinen die geringen Unterschiede, wie z. B. die etwas bessere Keimung, der etwas stärkere Wuchs, die etwas breiteren Blätter des Klausenburg-Bastardes bedeutungslos. Sie könnten sehr wohl auf genischen Unterschieden zwischen den Sippen Jena und Klausenburg beruhen. Vergleicht man die Reziprokenunterschiede der Kreuzung Jena ♀ Coimbra mit denen der Kreuzung Klausenburg ♀ Coimbra, so scheint der Reziprokenunterschied der Klausenburg × Coimbra-Kreuzung etwas geringer zu sein als der der Jena ♀ Coimbra-Kreuzung. Mit diesen F_1-Kreuzungen werden jedoch verschiedene Plasmone und verschiedene Genome verglichen.

Die Dreifachkreuzungen, in denen lediglich das Plasmon variiert, zeigen nun mit großer Eindringlichkeit, daß es keineswegs statthaft ist, aus diesem Vergleich auf eine schwächere Störungstendenz des Klausenburg-Plasmons zu schließen. Auch zeigte sich, daß es verfehlt wäre, z. B. die breiteren Blätter der Klausenburg × Coimbra-Kreuzung den Klausenburg-Genen zuzuschreiben.

Der Vergleich der Dreifachkreuzungen läßt folgende Unterschiede erkennen: Die Pflanzen der (Klausenburg ♀ × Jena ♂) × Coimbra-Kreuzung sind im Durchschnitt gesehen wesentlich schwachwüchsiger als die entsprechenden Pflanzen mit Jena-Plasma ([Jena × Klausenburg] × Coimbra). Dies äußert sich schon während der Keimung (vgl. Tabelle 2, die auch die Zahl der den Beobachtungen zugrunde liegenden erwachsenen Pflanzen wiedergibt), die im Klausenburg-Plasma nur 11% gegenüber 80% im Jena-Plasma beträgt.

Die Pflanzen mit Klausenburg-Plasma bleiben auch nach der Keimung im *Wachstum* stark zurück. Sie stellen das Wachstum mit dem Eintritt der warmen Witterung und der langen Tage im Mai fast völlig ein. Die meisten Pflanzen sterben trotz sorgfältigster Pflege rasch ab, und zur üblichen Zeit der Messungen im Juli fristen nurmehr die kräftigsten Pflanzen ein recht kümmerliches Dasein. Die noch verhältnismäßig kräftigen Rosettenblätter vertrocknen und zerbrechen

Tabelle 2. *Tabelle der Keimprozente und Pflanzenzahlen.*

Mutter	× *hirsutum* Coimbra		× *hirsutum* Kew *albiflorum*		× *hirsutum* München		× *hirsutum* Erlangen	
	Keimprozent	Aufgezogene Pflanzen	Keimprozent	Aufgezogene Pflanzen	Keimprozent	Aufgezogene Pflanzen	Keimprozent	Aufgezogene Pflanzen
hirsutum Jena	35	259	84	30	88	88		
(*hirsutum* Jena × Klausenburg)	80	201	68	112	72	155	88	110
(*hirsutum* Klausenburg × Jena)	11	58	25	54	73	152	80	110
hirsutum Klausenburg	98	110	90	60	98	100		

bei Regen und Wind. In ihren Achseln entstehen nurmehr kurze Blattstummel von einigen Millimetern Länge, die keinen wesentlichen Stoffumsatz leisten können. Die Gesamthöhe der Pflanzen überschritt in keinem Falle 2 cm. Die normale Pflanzenhöhe der Bastarde zeigt die reziproke Kreuzung. Die Coimbra × Klausenburg-Kreuzung ist durchschnittlich 52 cm, die Coimbra × Jena-Kreuzung 53 cm hoch. Mit einer Maximalhöhe von 2 cm sind alle Pflanzen der Dreifachkreuzung auch deutlich schwächer entwickelt als die durchschnittlich 4,1 cm hohen Pflanzen der Klausenburg × Coimbra-F_1-Kreuzung (Abb. 3), nur

Abb. 2. 3 Pflanzen durchschnittlichen Störungsgrades der Kreuzung *hirsutum* (Jena × Klausenburg) × Coimbra.

die allerkräftigsten Pflanzen der Dreifachkreuzungen nähern sich in ihrer Größe etwas an diesen Bastard an.

Von den Pflanzen mit Klausenburg-Plasma [(Klausenburg ♀ × Jena ♂) × Coimbra) unterscheiden sich die der reziproken Kreuzung [(Jena ♀ × Klausenburg ♂) × Coimbra] in ihrer Wuchsintensität in allen Fällen eindeutig. Sie sind wesentlich schwächer gestört und wüchsiger. Die kleinsten und schwächsten Pflanzen reichen in ihrem Störungsgrad an den Jena × Coimbra-Bastard heran (Abb. 2, 3). Die meisten Pflanzen sind aber wesentlich kräftiger und können im günstigsten Falle einen recht geringen Störungsgrad erreichen, einen Störungsgrad, der in der ausführlich beschriebenen „Jena-Störungsreihe" (Michaelis I) ungefähr dem *hirsutum* Jena × Tübingen-Bastard (Michaelis 1940, I. Abb. 10) entspricht. Die größten Pflanzen können mit 60 cm Höhe sogar die nicht gestörten Pflanzen der Coimbra × Jena, bzw. Coimbra × Klausenburg-Kreuzung übertreffen (Heterosis ?). Einige Pflanzen durchschnittlicher Wuchsintensität (5—25 cm Höhe) zeigt Abb. 2.

Die Pflanzen mit Klausenburg- und Jena-Plasma unterscheiden sich weiterhin in ihrer *Blattform*. Die Blätter der Jena-Kreuzung sind abgesehen von anderen Eigenschaften auffallend schmal nadelförmig, fast ohne ausgeprägte

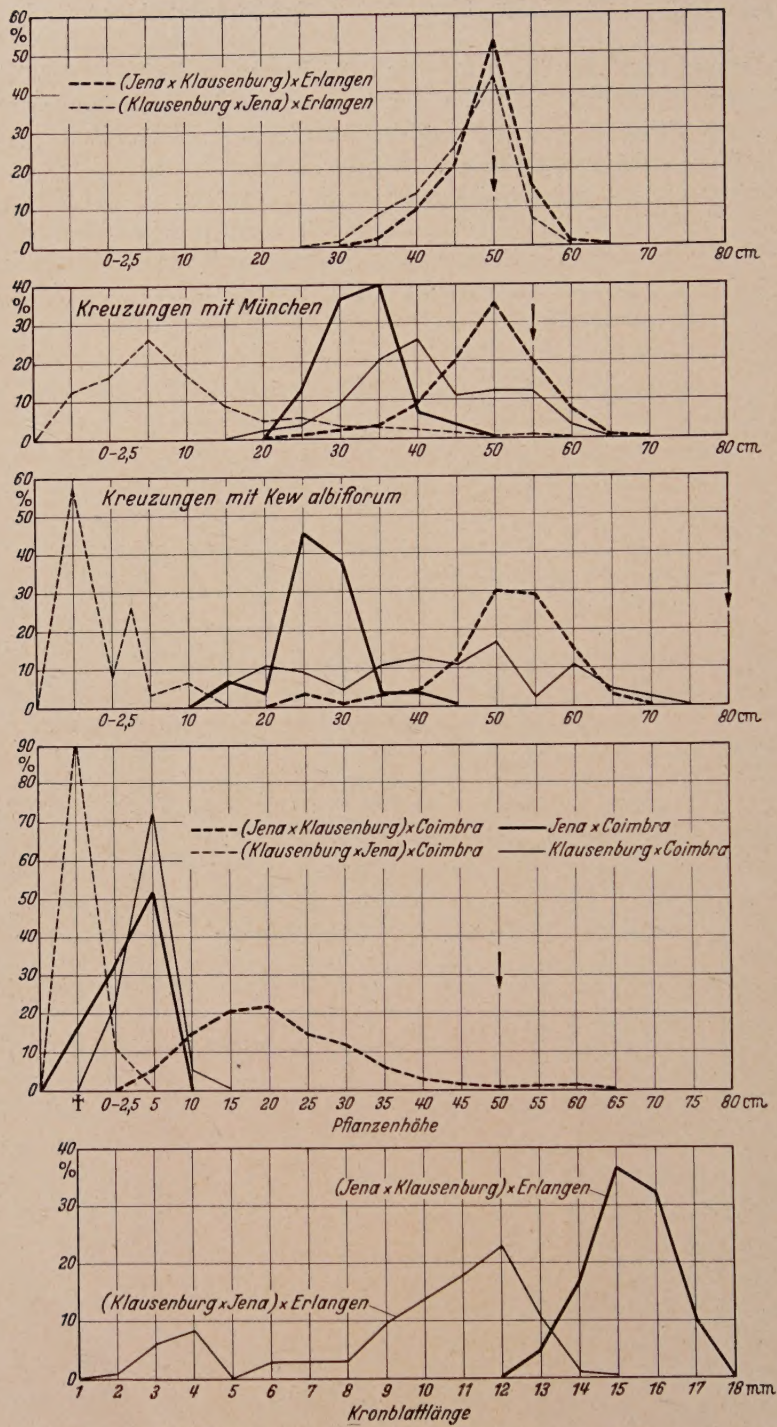


Abb. 3. Kurven der Pflanzenhöhen und Kronblattgrößen. Zuunterst Länge der Kronblätter der *hirsutum*-Erlangen-Einkreuzung, darüber Kurven der Pflanzenhöhen der *hirsutum* Coimbra-, dann der *hirsutum* Kew *albiflorum*-, der *hirsutum* München- und oben der *hirsutum* Erlangen-Einkreuzung. Die Kurven der (*hirsutum* Jena- ×, bzw. Klausenburg × Sippen)-F_1-Kreuzungen sind mit ganzen, die Dreifachkreuzungen mit gebrochenen Linien, *hirsutum* Jena-Plasmon mit dicken, *hirsutum* Klausenburg-Plasmon mit dünnen Linien angegeben. Der Pfeil gibt die durchschnittliche Höhe der entsprechenden Kreuzungen mit *hirsutum* Coimbra-, Kew *albiflorum*-, München- und Erlangen-Plasma an.

Blattlamina, die Blätter der Klausenburg-Kreuzung besitzen eine breite, vielfach verbogene Lamina (vgl. die ähnliche Abb. 12). Da die Blattbreite naturgemäß von zahlreichen Genen beeinflußt wird und die Sippe Jena besonders schmalblättrig, die Sippe Klausenburg aber sehr breitblättrig ist, könnte der Eindruck entstehen, als ob die Blattform der Jena × Coimbra-Bastarde von den Genen der Sippe Jena und die des Klausenburg × Coimbra-Bastardes von denen der Sippe Klausenburg bestimmt wird. In früheren Versuchen, in denen die verschiedensten Genome mit Hilfe der Rückkreuzung in das Jena-Plasma eingelagert wurden, war aber schon aufgefallen, daß die Schmalblättrigkeit immer dann auftritt, wenn im Jena-Plasma ein gewisser Störungsgrad der Pflanzen

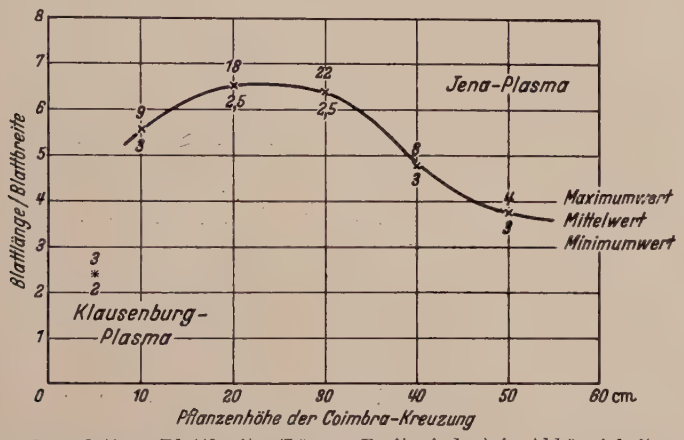


Abb. 4. Kurve der relativen Blattbreite (Längen-Breitenindex) in Abhängigkeit vom Störungsgrad (gemessen an der Pflanzenhöhe) der Pflanzen der *hirsutum* (Jena ♀ × Klausenburg) × Coimbra-Kreuzung.

erreicht wird, gleichgültig, ob schmal- oder breitblättrige *Epilobium*-Arten oder *hirsutum*-Sippen in das Jena-Plasma eingekreuzt wurden (vgl. Artkreuzungen bei Michaelis 1943, I. Abb. 2, 3 und Michaelis 1947). Wenn die Genkombinationen genügend starke Störungen auslösen und Zwerge entstehen, so besitzen diese auch ± schmale Blätter.

Auch an der (*hirsutum* Jena ♀ × Klausenburg ♂) × Coimbra-Kreuzung ist diese Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Setzt man das Längen: Breitenverhältnis der Blätter mit dem Gesamtstörungsgrad, ausgedrückt durch die Pflanzenhöhe, in Beziehung, so stellt man eine Zunahme der relativen Blattlänge parallel dem Störungsgrad fest. Der normale Längen: Breiten-Index nicht gestörter, etwa 50 cm hoher Pflanzen liegt bei ungefähr 3—4 und steigt mit zunehmender Entwicklungsstörung (bis zu einer Pflanzenhöhe von 20 cm) auf durchschnittlich 6,5. Bei noch stärkeren Störungen nimmt die relative Blattlänge infolge einer ± weitgehenden Sistierung jeglichen Blattwachstums wieder etwas ab (Abb. 4). Selbstverständlich werden Blattform und Blattgröße in hohem Maße auch vom Genotyp bestimmt und sind daher starken Schwankungen unterworfen. Es ist bezeichnend, daß diese Unterschiede der Blattgestalt ebenfalls mit den Entwicklungsstörungen erheblich zunehmen. So variieren die Längen: Breitenverhältnisse bei einer Pflanzenhöhe von 50 cm nur zwischen 3 und 4, bei einer Pflanzenhöhe von 30 cm aber zwischen 2,5 und 22.

Für den Vergleich des Klausenburg- und Jena-Plasmons ist es nun sehr wesentlich, daß die Dreifachkreuzungen, die sich nur in ihrem Plasmon unterscheiden, in ihrer durchschnittlichen Blattbreite genau so unterschieden sind, wie die F_1-Kreuzungen zwischen Jena, bzw. Klausenburg und Coimbra. Das durchschnittliche Längen: Breitenverhältnis ist im Klausenburg-Plasma 2,4, im Jena-Plasma bei Pflanzen einigermaßen vergleichbaren Störungsgrades aber 5,5 (Abb. 4). Die schmalblättrigen Pflanzen des Jena-Plasmas fehlen im Klausenburg-Plasma vollständig. Blattbreiten, wie sie im Klausenburg-Plasma vorkommen, finden sich nur ganz selten im Jena-Plasma, dazu aber nur bei Pflanzen, die sich in Höhe und anderen Eigenschaften eindeutig von der reziproken Kombination unterscheiden.

Außer diesen quantitativ relativ gut erfaßbaren Differenzen zwischen den Kombinationen mit verschiedenem Plasma bestehen noch weitere Unterschiede. Die Blätter der Pflanzen mit Klausenburg-Plasma sind nicht nur deutlich breiter, sie besitzen auch eine dünnere Blattlamina, die infolge von Wachstumsdifferenzen mit der gut ausgebildeten, aber doch schwächer als die Lamina wachsenden Nervatur faltig und buckelig wird. Die Blätter sind auffallend dunkelgrün, $\pm$ stark behaart und kaum fleckig. Im Alter werden die Blätter braun und brüchig und vertrocknen schließlich. Die Blätter mit Jena-Plasma sind demgegenüber relativ dick. Ihre Oberfläche ist zwar runzelig, doch handelt es sich hierbei nicht um Faltungen und Verbiegungen der Lamina infolge Wachstumsdifferenzen, sondern um Dickenunterschiede der Lamina selbst, vermutlich infolge von Gewebeausfall. Die Nervatur ist an den relativ schmalen Blättern schwach entwickelt und kann bis auf den Hauptnerv reduziert werden. Die Behaarung an Blättern und Sprossen fehlt. Die Blätter haben an den stark gehemmten Pflanzen eine wäßrig gelbgrüne Farbe, häufig mit weißlicher Fleckung, durch die Hohlräume und Gewebelücken angezeigt werden. Im Alter vertrocknen die Blätter weniger, sondern schrumpfen und verfaulen. Obwohl die Lebensfähigkeit der Pflanzen mit Klausenburg-Plasma in weit höherem Maße gestört ist, so weichen doch die Blätter dieser Pflanzen viel weniger von der Norm ab als im Jena-Plasma. Hinzu kommt, daß alle Pflanzen mit Jena-Plasmon ganz außerordentlich unter Mehltaubefall leiden. Trotz verschiedener Bekämpfungsmaßnahmen sind sie im Sommer vom Pilz fast völlig weiß überzogen, während an den Pflanzen mit Klausenburg-Plasma nur lokale Infektionen vorkommen. Wenn nun trotzdem die Pflanzen mit Jena-Plasmon kräftiger sind, so zeigt dies, daß die durch Messungen belegten Wuchsunterschiede eher noch höher zu bewerten sind und durch innere stoffwechselphysiologische Unterschiede, nicht durch den Parasiten bedingt sind.

Unterschiede in bezug auf die *Blütenbildung* lassen sich bei den Coimbra-Kreuzungen schlecht feststellen, da die Zwerge vor allen Dingen des Klausenburg-Plasmas keine Blüten mehr anlegen. Im Jena-Plasma bilden allerdings noch 9,2% der Pflanzen Knospen, die sich aber nur bei 5,8% bis zur Blüte entwickeln. Sämtliche Blüten sind völlig pollensteril, die Krone ist kurz und bleibt zwischen dem Kelch verborgen, der nur durch den Griffel durchstoßen wird.

Ergebnis des Versuches. Auf Grund dieser verschiedenen Befunde lassen sich nun ganz bestimmte Aussagen über das Plasmon und Genom der beiden miteinander verglichenen *hirsutum*-Sippen ableiten.

Trotzdem die Pflanzen mit *hirsutum* Jena- und Klausenburg-Plasma im Prinzip ähnliche Wuchsstörungen zeigen, lassen sich doch auch folgende Unterschiede feststellen: Das Klausenburg-Plasma wirkt im Hinblick auf das Gesamtwachstum wesentlich stärker störend. Beide Plasmen unterscheiden sich aber nicht nur quantitativ in der Stärke ihrer Störungstendenz, es treten auch qualitative Unterschiede in der Ausbildung der Blätter auf. Es wird die Aufgabe weiterer entwicklungsphysiologischer Versuche sein, diesen Unterschied noch genauer zu präzisieren.

Unterschiede in der störenden Wirkung der einzelnen *Genome* läßt der Vergleich der beiden Dreifachkreuzungen mit den F_1-Bastarden erkennen, also der Vergleich der Kreuzung (Klausenburg × Jena) × Coimbra mit Klausenburg × Coimbra und (Jena ♀ × Klausenburg) × Coimbra mit Jena × Coimbra. Das gleiche Plasmon der verglichenen Kreuzungen kann als Konstante vernachlässigt werden. Im Klausenburg-Plasma gehören die der F_1 ähnlichen Pflanzentypen der Dreifachkreuzung zu den am schwächsten gestörten, im Jena-Plasma umgekehrt zu den am stärksten gestörten Pflanzen. Die Einkreuzung des *hirsutum* Jena-Genoms verstärkt also die Entwicklungsstörungen, die des Klausenburg-Genoms schwächt sie ab. Das *hirsutum* Jena-Genom muß also entweder eine größere Quantität „plasmaempfindlicher" Gene enthalten oder solche mit größerer Wirksamkeit.

Vergleicht man nun das Ausmaß, mit dem sich Plasmon und Genom der einzelnen Sippen an der Entstehung der Entwicklungsstörungen beteiligen, so ergibt sich folgendes: *Die hirsutum-Sippe Jena enthält in einem relativ schwach störenden Plasmon ein relativ stark störendes Genom, bei der Sippe Klausenburg ist das umgekehrt.* So erklärt es sich, daß trotz großer plasmatischer und genischer Unterschiede beider Sippen *hirsutum* Jena und *hirsutum* Klausenburg bei der Kreuzung mit *hirsutum* Coimbra ungefähr gleich große Reziprokenunterschiede geben. Man könnte noch weiter gehen und die Tatsache, daß auch die Sippen selbst einen normalen Wuchs besitzen mit folgender Hypothese erklären: Es kompensieren sich hier jeweils die beiden Komponenten des gesamten genetischen Systems: Plasmon und Genom auf eine verschiedene Weise. Sie stehen dann in den natürlichen Sippen miteinander in einem bestimmten harmonischen Gleichgewicht. Nach Einlagerung des Coimbra-Genoms wird dieses Gleichgewicht verschoben und gestört. Die kompensierende Wirkung zwischen dem einen plasmaeigenen Genom und dem Plasmon einer Sippe ist aber noch so groß, daß die Jena × Coimbra- und Jena × Klausenburg-F_1-Bastarde ungefähr gleichstark, ja sogar der Klausenburg × Coimbra-Bastard etwas schwächer gestört ist. Erst nach Beseitigung dieses Restgleichgewichtes durch Austausch der einzelnen Chromosomen kommen Plasmon- und Genomwirkung weitgehend getrennt und unverfälscht zur Geltung.

Schließlich läßt sich auch hier wieder feststellen, daß an der Erhaltung bzw. Störung dieses Gleichgewichtes nicht einzelne, sondern zahlreiche Gene in quantitativer Weise beteiligt sind. Es genügt z. B. bei der (Klausenburg × Jena) × Coimbra-Kreuzung die Zahl von 560 Samen noch nicht, um wenigstens eine Pflanze zu liefern, die in ihrer Wuchsintensität der Klausenburg × Coimbra-F_1-Kreuzung entspricht.

Die mit dem zunehmenden Hemmungsgrad steigende Variabilität der relativen Blattbreite (Abb. 4) zeigt, daß sich einzelne Genunterschiede offensichtlich bei einem gestörten Gleichgewicht des gesamten genetischen Systems weit stärker auswirken können. Es wird hier die Regel bestätigt, daß sämtliche Aufspaltungen in gestörten Genom-Plasmonkombinationen wesentlich komplizierter und auffälliger sind als bei normalwüchsigen harmonischen Kombinationen.

b) Die Einkreuzung von hirsutum Kew albiflorum als Auslösersippe.

Die Dreifachkreuzungen mit *hirsutum* Kew *albiflorum* ♂ unterscheiden sich nicht prinzipiell von den *hirsutum* Coimbra-Kreuzungen, es ist nur der gesamte Störungsgrad in einen schwächeren Bereich verschoben. Bei den Dreifachkreuzungen mit Jena-Plasma besitzen schon 16,5% der Pflanzen einen völlig normalen Wuchs, 63,2% sind nur etwas verkleinert ohne sonst weitere Störungen der vegetativen Phase aufzuweisen. Der Rest der Pflanzen ist ± stark gestaucht, doch erreichen nur 3,9% der Pflanzen ungefähr den Hemmungsgrad der bekannten (Michaelis 1939, Abb. 2), stark gestörten Jena × Kew *albiflorum*-F_1-Kreuzung.

Im Klausenburg-Plasma äußert sich die Verringerung der Entwicklungsstörungen gegenüber der *hirsutum*-Coimbra-Kreuzung schon in einer Hebung der Keimprozente. In bezug auf die Wuchsintensität gleichen nur zwei Pflanzen von 54 ungefähr dem Klausenburg × Kew *albiflorum*-Bastard. Alle übrigen sind auch hier wesentlich stärker gestört und unterscheiden sich zum größten Teil nicht einmal von den entsprechenden Coimbra-Kreuzungen. Im Durchschnitt der lebenden Pflanzen besteht daher kein größerer Unterschied zwischen der (Klausenburg × Jena) × Coimbra und der (Klausenburg × Jena) × Kew *albiflorum*-Kreuzung. Diese scheinbar geringe Verlagerung des Störungsgrades im Klausenburg-Plasma, die starke im Jena-Plasma hat im wesentlichen zwei Folgen. Die Reziproken-Unterschiede der Wuchshöhe verstärken sich ganz außerordentlich und die Variationskurven der Höhenmessungen rücken auseinander (Abb. 3).

In bezug auf die Blattbreite wirkt sich diese Verschiebung gegensätzlich aus. Es verringern sich die Reziprokenunterschiede (vgl. die ähnlichen Werte der Tabelle 4): Die Schmalblättrigkeit der Pflanzen mit Jena-Plasma geht infolge des geringen Störungsgrades verloren. Die weniger gestörten Pflanzen sind wieder breitblättrig und nähern sich in ihrem Längen-Breitenindex der Kreuzung mit Klausenburg-Plasma, so groß auch sonst die Unterschiede in der Blattausbildung sind.

Im übrigen kann auf eine ausführliche Schilderung der Pflanzen verzichtet werden.

c) Die Einkreuzung von hirsutum München als Auslösersippe.

Bei den reziproken F_1 Kreuzungen: Klausenburg ⚤ München scheinen auf den ersten Blick Unterschiede bis auf ganz geringe, unwesentliche Höhendifferenzen zu fehlen. Auch die Pflanzen mit Klausenburg-Plasma sehen annähernd normal aus. Die genauere Betrachtung zeigt aber, daß doch die Hauptachse bei 44% der Pflanzen ± stark gestaucht ist, ähnlich wie das auch bei dem

Jena × München-Bastard der Fall ist. Vom Jena × München-Bastard ist auch bekannt, daß gelegentlich die basalen Ausläufersprosse austreiben, und daß sie dabei die Entwicklungsstörungen infolge der Kohlehydratreserven meist vollkommen verlieren (Michaelis 1940, I. Abb. 12). Beim Klausenburg × München-Bastard ist dieses Austreiben der Ausläufersprosse in viel stärkerem Maße zu beobachten. Auch hier sind die Ausläufersprosse völlig normal und verdecken die gestörte, korrelativ schwach verzweigte Hauptachse fast völlig.

Bei den Dreifachkreuzungen ist der Störungsgrad noch weiter gegen den normalen Bereich verschoben. Die Pflanzen mit Jena-Plasma sind mit wenig Ausnahmen völlig normal. Nur 4,1% der Pflanzen zeigen eine ganz geringe Stauchung, eine dunklere Blattfarbe und eine schwache Blattfleckung. Diese geringen Störungen bilden sich aber erst sehr spät heraus. Pflanzen, die der F_1-Kreuzung Jena × München auch nur einigermaßen glichen, fehlten unter den 155 aufgezogenen Pflanzen, ein Zeichen, daß viele Genunterschiede an der Entstehung der Stauchung beteiligt sind. Weiterhin fehlt an den Rosetten dieser Kreuzung sogar die Melierung, die sonst ein besonders deutliches Anzeichen von Entwicklungsstörungen ist und auch an Pflanzen auftritt, die zur Blütezeit nur ganz schwach oder überhaupt nicht gestaucht sind. Sowohl die Jena × München-F -Kreuzung (Michaelis 1940. I, Abb. 6) wie die Kreuzungen mit Klausenburg-Plasma sind deutlich meliert.

Bei den Dreifachkreuzungen mit Klausenburg-Plasma sind die Keimstörungen der Coimbra- und Kew *albiflorum*-Kreuzung vollkommen beseitigt, so daß nun gegenüber der Kreuzung mit Jena-Plasma keine Keimunterschiede mehr vorliegen (Tabelle 2). Im übrigen variiert der Störungsgrad von Pflanzen, die in ihrer vegetativen Phase völlig normal sind (2,3%) bis zu Pflanzen vom Habitus des Klausenburg × Coimbra-Bastardes (etwa 18%). Trotz der großen Mannigfaltigkeit der Pflanzen läßt sich feststellen, daß die Pflanzen relativ breitblättrig sind, eine dunklere Blattfarbe haben, keine anatomischen Störungen besitzen und verhältnismäßig Meltau-widerstandsfähig sind. Es wiederholen sich also die schon an der Coimbra-Kreuzung festgestellten Kennzeichen des Klausenburg-Plasmas.

Nachdem an den Kreuzungen mit *hirsutum* München die Wuchsstörungen besonders des Klausenburg-Plasmas nicht mehr so groß sind, lassen sich zum ersten Mal auch die Blüten der Kreuzungen vergleichen. Es zeigt sich, daß die Pflanzen mit Jena-Plasma ± fertil sind, die wenigen ± normalen Pflanzen mit Klausenburg-Plasma blühen verspätet und enthalten keinen lebenden Pollen in den Antheren.

d) Die Einkreuzung von hirsutum Erlangen als Auslösersippe.

Im *hirsutum* Jena-Plasma zeigen die Pflanzen der Dreifachkreuzungen wie ganz allgemein alle *hirsutum* Erlangen-Kreuzungen mit Jena-Plasma keinerlei Wuchsstörungen. Im Klausenburg-Plasma sind aber in bemerkenswerter Weise noch 5% der Pflanzen schwach gestaucht und besitzen dunkelgrüne, melierte Blätter. Zu diesen Wuchsunterschieden treten noch Unterschiede der generativen Phase. Im Jena-Plasma ist die Pollenfertilität gut. Die Mehrzahl der Pflanzen enthält über 80% funktionsfähigen Pollen, nur selten treten geringere Prozentzahlen auf, doch fehlen Blüten, in denen der Pollen so frühzeitig degeneriert,

daß auch Antheren und Kronblätter in Mitleidenschaft gezogen werden. Im Klausenburg-Plasma stirbt in allen Fällen der Pollen kurz nach der Tetradenteilung ab, die Antheren bleiben kurz, flach und klein. Auch die Kronblätter sind so stark reduziert, daß die Messungen (Abb. 3) Kurven ergeben, die kaum an die Werte der reziproken Kreuzung heranreichen.

e) Die Rückkreuzungen.

Alle diese verschiedenen Kreuzungen belegen eindeutige Unterschiede zwischen der *hirsutum*- Sippe Jena und Klausenburg sowohl in bezug auf das Plasmon, ebenso aber auch in bezug auf die „plasmaempfindlichen Gene". *Hirsutum* Klausenburg enthält das leichter störbare Plasmon, Jena die stärker störenden Gene. Unter diesen Bedingungen ist es verständlich, daß die Einlagerung des *hirsutum*-Jena-Genoms in das Klausenburg-Plasmon auf dem Wege der Rückkreuzung zu einer schnellen Verstärkung der schon in der Klausenburg × Jena-F_1-Kreuzung vorhandenen Entwicklungsstörungen führt. Die F_1-Kreuzung besitzt noch normalen Wuchs, nur die Blütengröße ist etwas verringert, und der Pollen stirbt in den noch gelben Antheren vor Ausbildung der Wandverdickungen ab. Bei der *hirsutum* (Klausenburg × Jena) × Jena- und bei der Klausenburg × $Jena^3$-Kreuzung treten nun aber auch vereinzelte gestauchte Pflanzen auf. Die Knospen werden bei den meisten Pflanzen schon vor dem Öffnen abgestoßen. Im günstigsten Falle schiebt sich noch der Griffel aus dem Kelch, der die kurzen Kronblätter und die völlig grünen, flachen Staubblätter umschlossen hält.

Die umgekehrte Rückkreuzung des Jena × Klausenburg-Bastardes mit Klausenburg gelingt erwartungsgemäß ohne Schwierigkeiten. Zum mindesten die ersten Rückkreuzungsgenerationen haben einen völlig normalen Wuchs und normale Fertilität.

II. Vergleich des Plasmons der hirsutum-Sippe Jena mit den Plasmonen der Sippen Fuchsturm, Saaleufer, Kölleda und Kalksee.

Die Kreuzungen zwischen *hirsutum* Jena und den übrigen *hirsutum*-Sippen zeigen eine so auffallende Parallelität zu den Kreuzungen mit Klausenburg, daß sich eine ebenso ausführliche Besprechung erübrigt.

a) Die F_1-Kreuzungen.

Schon die F_1-Bastarde der *hirsutum*-Sippen Fuchsturm, Saaleufer und Kölleda mit *hirsutum* Coimbra sind denen von Klausenburg × Coimbra außerordentlich ähnlich. Alle Bastarde bilden kleine, sehr stark reduzierte Zwergpölsterchen. Ihnen allen sind auch die relativ breiten Blätter gemeinsam, durch die sie sich von dem Jena × Coimbra-Bastard unterscheiden. Im übrigen bestehen aber doch untereinander noch kleinere Unterschiede. Der Fuchsturm × Coimbra-Bastard ist der kräftigste, er hat die größten und breitesten, aber auch die dünnsten Blätter. Bei ihm werden sogar gelegentlich noch Knospen angelegt, die allerdings später stets abgestoßen werden. Der Saaleufer × Coimbra-Bastard ist nicht ganz einheitlich, aber doch gegenüber dem Fuchsturm Bastard etwas kleiner und dichter verzweigt, seine Blätter stärker gewellt und gekräuselt. Am kleinsten sind die Coimbra-Bastarde der 3 Kölleda-Sippen,

besonders der Bastard von Kölleda naß, bei dem auch die Verzweigung stärker reduziert ist. Die Blätter sind hier recht klein, auch etwas dicklich, doch sind sie immer noch eiförmig, nie nadelförmig wie beim Jena × Coimbra-Bastard. Alle Coimbra-Bastarde der 3 *hirsutum*-Sippen sind nicht so dunkel blaugrün wie der Klausenburg-Bastard, ihre Blätter sind leicht gelbfleckig, doch besitzen sie keineswegs die weißlichen Flecken der Bastarde mit Jena-Plasma. Ob nun diese kleinen Unterschiede der Coimbra-Kreuzungen untereinander genisch oder plasmatisch bedingt sind, läßt sich erst durch reziproke Kreuzungen der Sippen untereinander feststellen. Für den Vergleich der Sippen mit *hirsutum* Jena ist vor allen Dingen wesentlich, daß alle Coimbra-Bastarde der Sippen größer und breitblättriger sind, als der *hirsutum* Jena × Coimbra-Bastard, wozu noch die weniger gut faßbaren Merkmale der höheren Pilzresistenz und der Blattstruktur kommen. Am nächsten scheint dem Jena × Coimbra-Bastard im Hinblick auf Wuchsintensität und Blattlänge der Kölleda × Coimbra-Bastard zu stehen.

Die F_1-Kreuzungen der verschiedenen Sippen mit den schwächer störenden *hirsutum*-Sippen Kew *albiflorum* und München zeigen, abgesehen von der schwächeren Ausprägung der Entwicklungsstörungen gegenüber den Coimbra-Kreuzungen nichts prinzipiell Neues. Soweit Entwicklungsstörungen auftreten, gleichen sie den Störungen, die bei den Jena × Kew *albiflorum* bzw. Jena × München-Kreuzungen zu beobachten sind. Es handelt sich wie dort vor allen Dingen um Melierung der Blätter, Stauchung der Sproßsysteme und Verkrümmung der Blätter. Die geringsten Störungen zeigen auch hier die Kreuzungen mit der Sippe Fuchsturm. Sie äußern sich bei den Pflanzen der Fuchsturm ♀ × Kew-Kreuzung nicht mehr in einem Größenunterschied gegenüber der reziproken Kreuzung. Es sind nurmehr die Blätter schwach gewellt und dunkler grün. Die Kreuzung Fuchsturm ♀ × München zeigt gegenüber der reziproken Kreuzung nur eine geringe Heterosis in bezug auf das Höhenwachstum. Sonst fehlen Unterschiede in der vegetativen Phase. Diese schwache Heterosis ist, wie immer wieder festgestellt wurde, das erste Anzeichen der das Jena-Plasma charakterisierenden Entwicklungstendenz. Bei den Kreuzungen auf der Sippe Saaleufer tritt infolge einer Heterozygotie der „plasmaempfindlichen" Gene wieder eine Aufspaltung ein. Die Pflanzen variieren zwischen stark gestaucht und fast normal. Am ähnlichsten sind auch hier der Kreuzung auf Jena die entsprechenden Bastarde auf den 3 Kölleda-Sippen.

In der generativen Phase läßt sich feststellen, daß alle Pflanzen mit dem Plasma der Sippen Fuchsturm, Saaleufer, Kölleda und Kalksee stärker zur Pollensterilität neigen als die entsprechenden Kreuzungen mit *hirsutum* Jena-Plasma. Dieselbe Eigenschaft kennzeichnet auch die verschiedenen Sippenkreuzungen mit *hirsutum* Erlangen, die sonst keinerlei Reziprokenunterschiede mehr aufweisen. Mit Erlangen-Plasma sind alle Pflanzen vollfertil und großblütig, in den reziproken Kreuzungen enthalten die Antheren zwar noch Pollen, doch öffnen sich die blaßgelben Antheren nicht mehr normal. Sie entleeren nur in Ausnahmefällen noch etwas Pollen, der aber nicht mehr befruchtungsfähig ist. Parallel der Verschlechterung der Pollenfertilität läuft stets eine geringe Verkleinerung der Kronblattgröße, so daß die Pflanzen mit *hirsutum* Fuchsturm-, Saaleufer-, Kölleda- und Kalksee-Plasma auch etwas kleinblütiger sind (Abb. 7).

Tabelle 3.

Kreuzung ♀	Kreuzung ♂	Keimprozent	Zahl der aufgezogenen Pflanzen	Prozentuale Verteilung der Pflanzen: † = 0	0—2 = 1	3—7 = 5	10	15	20	25	30	35
Fuchsturm	× Coimbra	20	20			25,0	75,0					
(Fuchsturm × Jena)	× Coimbra	24	79	16,0	32,0	33,0	19,0					
(Jena × Fuchsturm)	× Coimbra	79	200	1,4	1,4	12,2	12,9	18,0	11,5	12,9	23,0	4,3
Saaleufer	× Coimbra	74	93	7,8	11,8	47,1	23,5	9,8				
(Saaleufer × Jena)	× Coimbra	4	16	56,0	19,0	19,0	6,0					
(Jena × Saaleufer)	× Coimbra	51	162	1,7	25,0	16,7	29,2	11,7	9,2	3,4	2,5	0,8
Kölleda	× Coimbra	53	205	31,2	15,0	45,0	8,8					
(Kölleda × Jena)	× Coimbra	8	70	82,9	10,0	5,7	1,4					
(Jena × Kölleda)	× Coimbra	67	575	16,3	7,4	21,0	30,4	16,3	5,5	2,2	0,8	
Kalksee	× Coimbra	—	—									
(Kalksee × Jena)	× Coimbra	23	70	5,2	28,2	33,3	23,1	7,7	2,6			
(Jena × Kalksee)	× Coimbra	46	134	4,4	2,9	13,2	25,0	26,5	13,2	10,3	4,4	
Fuchsturm	× Kew *albiflorum*	94	29									
(Fuchsturm × Jena)	× Kew *albiflorum*	47	100	7,5	1,1	7,5	24,7	16,1	5,4	10,8	4,3	6,4
(Jena × Fuchsturm)	× Kew *albiflorum*	94	160					0,6	1,9	2,6	3,9	6,5
Saaleufer	× Kew *albiflorum*	93	30					4,2	—	4,2	20,8	8,3
(Saaleufer × Jena)	× Kew *albiflorum*	19	42	10,5	—	2,6	13,2	15,8	21,0	10,5	7,9	7,9
(Jena × Saaleufer)	× Kew *albiflorum*	70	150						7,3	7,3	11,4	8,1
Kölleda	× Kew *albiflorum*	—	—									
(Kölleda × Jena)	× Kew *albiflorum*	32	132	4,6	2,8	13,7	20,2	20,2	12,8	12,8	2,8	3,7
(Jena × Kölleda)	× Kew *albiflorum*	84	485				0,6	2,5	5,1	9,4	12,1	12,3
Kalksee	× Kew *albiflorum*	—	—									
(Kalksee × Jena)	× Kew *albiflorum*	54	125	4,4	—	4,4	13,3	14,2	11,5	8,8	9,7	12,4
Jena × Kalksee)	× Kew *albiflorum*	58	130						0,8	2,5	2,5	9,3
Fuchsturm	× München	12	22									
(Fuchsturm × Jena)	× München	74	143	1,5	3,6	11,7	20,4	18,2	13,1	5,8	5,1	4,4
(Jena × Fuchsturm)	× München	95	160					0,6	2,6		0,6	2,6
Saaleufer	× München	—	—									
(Saaleufer × Jena)	× München	53	94		5,8	23,2	21,7	15,9	14,5	5,8	1,4	1,4
(Jena × Saaleufer)	× München	93	160				1,9	3,1	7,5	8,1	8,1	8,7
Kölleda	× München	75	189				13,3	38,9	31,1	11,1	5,6	
(Kölleda × Jena)	× München	68	229	8,8	9,9	18,8	28,7	16,6	9,4	5,0	1,7	0,6
(Jena × Kölleda)	× München	88	438				0,3	4,1	7,8	5,7	4,9	6,7
Kalksee	× München	—	—									
(Kalksee × Jena)	× München	88	160	1,3	6,7	10,7	27,2	16,7	10,0	6,7	6,0	4,7
(Jena × Kalksee)	× München	87	182						0,6	1,3	2,5	3,2
Fuchsturm	× Erlangen	48	57									
(Fuchsturm × Jena)	× Erlangen	91	100									
(Jena × Fuchsturm)	× Erlangen	96	110									
Saaleufer	× Erlangen	89	102									
(Saaleufer × Jena)	× Erlangen	88	119				1,1	1,1	4,4	5,5	6,6	3,3
(Jena × Saaleufer)	× Erlangen	85	100									
Kölleda	× Erlangen	66	156									
(Kölleda × Jena)	× Erlangen	88	210					0,5			1,0	0,5
(Jena × Kölleda)	× Erlangen	86	352									
Kalksee	× Erlangen	—	—									
(Kalksee × Jena)	× Erlangen	77	109									
(Jena × Kalksee)	× Erlangen	81	110									
Jena × Coimbra		35	259	89,4	10,6							
Jena × Kew *albiflorum*		84	30					6,9	3,4	44,8	37,9	3,4
Jena × München		88	88							13,3	36,7	40,0
Jena × Erlangen		—	—									

Höhenmessungen.

auf folgende Höhenklassen (cm) :													M ± m	D/m
40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100		
													8,75 ± 0,65	
													3,87	
1,4	0,7												19,48	14,2
													6,29 ± 0,44	
													1,74	
													9,46	8,1
													3,28 ± 0,22	
													0,53	
													8,51	23,8
													—	
													5,93	
													13,71	8,9
					3,4	3,4	3,4	6,9	44,8	24,1	10,3	3,4	85,86 ± 1,34	
2,1	4,3	2,1	5,4	1,1	1,1								20,75	
8,4	8,4	20,8	26,6	15,6	3,2	1,3							49,18	27,7
8,3	—	8,3	4,2	12,5	16,7	4,2	4,2	4,2					48,41 ± 3,29	
5,3	—	2,6	2,6										20,65	
10,6	9,8	9,8	13,8	13,8	8,1								44,23	10,1
													—	
0,9	2,8	0,9	1,8										16,72	
9,8	12,8	12,1	12,3	7,8	2,7	0,2	0,2						41,00	20,4
													—	
6,2	2,7	6,2	2,7	1,8	1,8								25,93	
8,5	7,6	15,2	10,5	22,9	7,6	3,6							51,14	14,8
	5	15	30	40	10								56,75 ± 1,11	
5,1	5,1	2,9	1,5	1,5									20,06	
5,3	9,3	31,8	33,8	11,9	1,3								50,58	22,1
													—	
—	1,4	—	8,7										16,48	
8,1	12,5	17,5	13,1	8,7	2,5								41,40	13,4
													17,84 ± 0,38	
—	0,6												10,51	
7,5	9,6	11,7	14,8	16,6	7,8	2,6							45,56	38,9
													—	
4,0	1,3	1,3	2,0	1,3									17,68	
1,9	3,2	24,2	23,6	30,6	8,3	0,6							53,77	29,0
1,8	27,8	40,7	20,3	9,3									—	
2,2	8,7	40,2	39,1	8,7	1,1								52,34	
5,0	24,7	39,6	28,7	2,0									49,90	3,7
7,8	21,6	44,1	22,5	3,9									49,65 ± 0,47	
6,6	18,7	35,2	15,4	2,2									44,07	
	1,1	34,5	40,2	24,1									54,37	8,3
	13,4	40,8	37,3	8,4									52,04 ± 0,33	
5,6	17,8	26,9	31,5	14,2	2,0								51,40	
	2,5	14,9	33,8	37,8	10,4	0,5							57,01	10,2
													—	
	4,2	16,7	47,9	26,0	5,2								55,57	
	1,1	27,4	42,1	25,3	4,2								55,21	0,5
													0,11	
3,4													26,90 ± 0,72	
6,7	3,3												32,5 ± 0,85	

b) Die Wuchsunterschiede der Dreifachkreuzungen.

Die Wuchsunterschiede werden am besten an den Höhenmessungen der Coimbra-Kreuzungen untersucht, doch geben auch die Kreuzungen mit *hirsutum* Kew *albiflorum* und *hirsutum* München völlig gleichartige Ergebnisse.

Um den plasmatischen Anteil an den Wuchsunterschieden festzustellen, vergleicht man jeweils die Höhenmessungen der beiden einander entsprechenden Dreifachkreuzungen miteinander (Tabelle 3). Es ergibt sich, daß in allen Fällen das Jena-Plasma die schwächeren Störungen bedingt. Die auf diese Weise entstehenden Unterschiede zwischen den jeweils vergleichbaren beiden Dreifachkreuzungen sind nicht so groß wie bei dem Vergleich von Jena- und Klausenburg-Plasma, die Kurven der Höhenmessungen sind nicht so deutlich von einander geschieden. Der Unterschied ist aber in allen Fällen eindeutig und statistisch zu sichern (Tabelle 3). Die größten reziproken Höhenunterschiede werden bei dem Vergleich zwischen Fuchsturm- und Jena-Plasma, die kleinsten bei dem Vergleich von Kalksee- mit Jena-Plasma gefunden. Es muß einstweilen jedoch offen bleiben, ob man daraus auch auf analoge Plasmaunterschiede z. B. zwischen den Sippen Kalksee und Fuchsturm schließen darf.

Der Anteil der Sippengenome an den Wuchsunterschieden läßt sich feststellen, wenn man die Höhenmessungen an den Dreifachkreuzungen mit denen der F_1 vergleicht. Es zeigt sich in allen Fällen, daß in dem relativ schwach störenden Jena-Plasma nur wenige der stärkst gestörten Pflanzen ungefähr dem Jena × Coimbra-, bzw. dem Jena × Kew *albiflorum*- oder Jena × München-Bastard entsprechen. Die meisten Pflanzen sind wesentlich kräftiger (d. h. sie liegen in der Tabelle 3 rechts von dem dicken Strich, der dem Mittelwert der Jena × Coimbra-Kreuzung entspricht). Die Einkreuzung der Sippengenome in das Jena-Plasma verschiebt den Störungsgrad in erheblichem Ausmaße nach der schwächer gestörten Seite. Am häufigsten sind noch Jena × Coimbra-, bzw. Jena × Kew *albiflorum*-ähnliche Genotypen bei der Kreuzung mit Kölleda. Auch die Verschiedenheit der Genotypen ist hier nicht so groß wie sonst, woraus zu schließen ist, daß die Sippe Kölleda in ihrem Bestand an „plasmaempfindlichen" Genen der Sippe Jena am nächsten steht.

In den reziproken Kreuzungen mit dem Plasma der Sippen Fuchsturm, Saaleufer, Kölleda und Kalksee gehören umgekehrt in allen Fällen die der F_1 ähnlichen Genotypen zu den am schwächsten gestörten Pflanzen (vgl. auch Abb. 5a oben rechts). Die meisten Pflanzen sind wesentlich stärker gestört. Das kann soweit gehen, daß sogar bei der Einkreuzung der *hirsutum*-Sippe Erlangen Reziproken-Wuchsunterschiede entstehen. Daraus kann geschlossen werden, daß die Sippe Erlangen so wenige „plasmaempfindliche Gene" enthält, daß es bisher nicht gelang, mit ihr im Jena-Plasma Stauchungen auszulösen. Im Saaleufer-Plasma ergeben sich aber schon Unterschiede im Rosettenstadium, da die Pflanzen der (Saaleufer × Jena) × Erlangen-Kreuzung zum größten Teil deutlich meliert sind und im Wachstum zurückbleiben. Die Pflanzen der (Jena × Saaleufer) × Erlangen-Kreuzung sind dagegen wesentlich größer und zeigen keine Melierung! Es ist nun sehr kennzeichnend für die stärkere Wirkung der untersuchten Plasmone, daß nun selbst bei der *hirsutum* Erlangen-Kreuzung Genkombinationen entstehen können, die ausgesprochene Stauchungen auslösen. Im Saaleufer-Plasma sind rund $^1/_4$ der Pflanzen ± deutlich gestaucht, im

Kölleda-Plasma 2% der Pflanzen. Sie erreichen im Extrem den Stauchungsgrad der bekannten Kreuzung Jena × München. (Vgl. Michaelis 1940 I. Abb. 11. S. 207.) Im Fuchsturm-Plasma läßt sich noch eine geringe Heterosis feststellen.

a

b

Abb. 5 a u. b. Aufspaltung der *hirsutum* (Fuchsturm ♀ Jena) × Coimbra-Kreuzung, a im Fuchsturm-Plasma, b im Jena-Plasma. Die einzelnen Genotypen sind in verschiedenem Maßstabe photographiert.

Hält man nun die Ergebnisse über die Plasmonwirkungen denen der Genomwirkungen gegenüber, so ergibt sich bei dem Vergleich der verschiedenen Sippen mit *hirsutum* Jena, daß in allen Fällen in einem relativ stark störenden Plasmon relativ schwach störende „plasmaempfindliche" Gene liegen und umgekehrt. Es ist nun sehr unwahrscheinlich, daß diese gleichmäßig bei allen verglichenen Sippen festzustellenden Beziehungen nur zufälliger Art sind. Auf alle Fälle sprechen die Versuchsergebnisse sehr gegen die von anderer Seite (Lehmann

1936) ausgesprochene Hypothese, daß die Stärke der Plasmawirkungen und die der „Hemmungsgene" gleichgerichtet sind, und daß die Bildungstendenz des Plasmas letzten Endes qualitativ wie quantitativ genomatisch bedingt ist (durch Mitschleppung Gen-abhängiger Hormone im Plasma). Die festgestellten Wirkungen von Plasmon und Genom sind viel leichter verständlich, wenn man eine ± unabhängige Entstehung von Plasmon- und Genomunterschieden annimmt. Die antagonistische Kombination von Plasmon und Genom in den einzelnen Sippen könnte dann sekundär auf dem Wege der Selektion entstanden

Abb. 6. Keimpflanzen der Kreuzung *hirsutum* (Fuchsturm ♀ Jena) × Coimbra. Unten mit Fuchsturm-, oben mit Jena-Plasma.

sein. An natürlichen Standorten müssen ja Plasmon und Genom in einem harmonischen Gleichgewicht stehen. Einseitige, disharmonische Kombinationen werden eliminiert werden.

c) Die Blattbreitenunterschiede der Dreifachkreuzungen.

Ein Vergleich der Blattgrößen an den Dreifachkreuzungen ergibt, daß im Jena-Plasma stets die schmäleren Blätter entstehen und daß alle mit ihm verglichenen Plasmen eine größere Blattbreite bedingen. Das zeigt schon ein kurzer Blick auf die Keimlingsrosetten (Abb. 6). Leider konnten in dieser Entwicklungsphase keine ausführlichen Messungen durchgeführt werden. An den älteren Pflanzen fielen nun viele Pflanzen durch ihre geringe Lebensfähigkeit aus, oder es ließen sich wegen der Hinfälligkeit und Brüchigkeit der Blätter keine exakten Messungen ausführen. Eine ausführliche Untersuchung war daher nurmehr an den weniger stark gestörten Kreuzungen mit der Sippe Fuchsturm nutzvoll. Die Zahlen gibt Tabelle 4 wieder. Die größten Unterschiede sind bei der Coimbra-Kreuzung an den Blättern der Seitenachsen festzustellen. Es hat das seinen Grund darin, daß die Blätter der Hauptachse

Tabelle 4. *Blattmessungen* (Längen : Breitenverhältnis).

Kreuzung	Verhältnis Blattlänge : Blattbreite der Seitenachsen			der Hauptachse			Seitenachse / Hauptachse
		Jena-Plasma / Fuchsturm-Plasma	D/m		Jena-Plasma / Fuchsturm-Plasma	D/m	
(Jena × Fuchsturm) × Coimbra	5,26[1]			3,52			1,49
(Fuchsturm × Jena) × Coimbra	2,84[2]	1,85	12,3	2,88	1,22	5,4	0,99
(Jena × Fuchsturm) × Kew *albiflorum*	3,62			3,41			1,06
(Fuchsturm × Jena) × Kew *albiflorum*	3,17	1,14	6,7	2,98	1,14	5,6	1,06
(Jena × Fuchsturm) × München	3,52			3,30			1,07
(Fuchsturm × Jena) × München	3,01	1,17	9,0	3,00	1,10	5,1	1,00
(Jena × Fuchsturm) × Erlangen	3,34			3,19			1,05
(Fuchsturm × Jena) × Erlangen	3,35	0,99	0,2	3,17	1,00	0,5	1,06

schon kurz nach der Streckung der Rosette gebildet werden, also zu einem Zeitpunkt, zu dem die Reziprokenunterschiede noch nicht sehr ausgeprägt sind. Erst bei hohen Sommertemperaturen und unter langen Tagen kommt die spezifische Tendenz des Jena-Plasmons voll zur Auswirkung. Dann hat aber die Hauptachse ihr Wachstum vielfach eingestellt, und nur die Seitenachsen bilden noch neue Blätter. Im übrigen zeigen aber die Messungen an Haupt- und Seitenachsen gleichartige Ergebnisse.

Bei allen verwendeten *hirsutum*-Sippen und bei allen nicht gestörten Kreuzungen liegt das Längen-Breitenverhältnis der Blätter etwas über 3. Die Maße der reziprok gleichen Erlangen-Kreuzungen könnten daher als Norm angesehen werden. Vergleicht man nun mit diesen Längen-Breitenindices die Messungen an gestörten Pflanzen, so läßt sich nicht nur eine Blattverschmälerung der Pflanzen mit *hirsutum*-Jena-Plasma feststellen, sondern umgekehrt an den Pflanzen mit *hirsutum*-Fuchsturm-Plasma auch eine geringe Verbreiterung der Blätter gegenüber der Norm. Damit wird der allgemeine Eindruck bestätigt, daß alle gestörten Pflanzen mit Fuchsturm usw. -Plasma ungewöhnlich breite Blätter besitzen. Die Entwicklungstendenzen des Jena-Plasmas einerseits und des Fuchsturm-Plasmas andererseits verhalten sich in bezug auf die Blattbreite gegensätzlich.

Die Messungen zeigen schließlich, daß der Unterschied der Blattbreite nicht nur bei der Coimbra-Kreuzung auftritt, sondern in geringerem Grade auch bei den Kew *albiflorum*- und München-Kreuzungen. Die Unterschiede der Blattbreite sind demnach nicht an bestimmte Gene der Sippe Coimbra gebunden, wie diese Sippe auch keineswegs besonders breite oder schmale Blätter hat, sondern die Blattverbreiterung, bzw. Blattverschmälerung ist mit der Stärke der Entwicklungsstörungen korreliert. Es dürften die einzelnen Gene zur Hauptsache nur insoweit Einfluß auf die Blattbreitenunterschiede nehmen, als sie an der Auslösung der gesamten Entwicklungsstörungen beteiligt sind.

Wenn nun bei den übrigen Kreuzungen keine so ausführlichen Messungen durchgeführt werden konnten, so ließ sich doch deutlich erkennen, daß in allen Fällen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

[1] Variationsbreite 3—9, $\sigma = 1{,}4 \pm 0{,}10$. [2] Variationsbreite 2—3,5, $\sigma = 0{,}7 \pm 0{,}08$.

Auf die übrigen Reziprokenunterschiede, wie auf die Unterschiede in Blattstruktur, Blattfarbe, Behaarung, Pilzresistenz, Verzweigungsart und -dichte sei nicht weiter eingegangen. Es handelt sich um quantitativ schlecht erfaßbare Merkmale, die schon kurz bei der Klausenburg-Kreuzung erwähnt wurden. Soweit feststellbar, verhalten sie sich in den einzelnen Kreuzungen ganz ähnlich wie die Unterschiede in Pflanzenhöhe und Blattbreite

d) Die Fertilität und Blütengröße der Dreifachkreuzungen.

Als letztes muß noch kurz auf die Unterschiede der generativen Entwicklungsphase hingewiesen werden. Soweit die F_1-Bastarde zur Blüte kamen, waren sie im Jena-Plasma besser fertil als in den übrigen Plasmen. Der exaktere Plasmonvergleich an den Dreifachkreuzungen bestätigt diese Beobachtungen. Für den Vergleich am geeignetsten sind die Kreuzungen mit der Auslösersippe *hirsutum* Erlangen. Von den Kreuzungen mit *hirsutum* Coimbra als Auslöser kommen nur ganz selten einzelne Pflanzen zur Blüte. Bei den Kreuzungen mit *hirsutum* Kew *albiflorum* und *hirsutum* München sind zwar im Jena-Plasma die Entwicklungsstörungen so gering, daß die meisten Pflanzen blühen, aber in den reziproken Kreuzungen kommen viele Pflanzen nicht mehr zur Blüte. Soweit Beobachtungen vorliegen, wird im Jena-Plasma normaler Pollen gebildet, während die reziproken Kreuzungen pollensteril sind.

Die geringen Stauchungen, die bei den Erlangen-Kreuzungen auftreten, stören nun die Beobachtung der Fertilität und Blütengröße nicht mehr. Es lassen sich in allen Fällen sehr deutliche Unterschiede der Pollenfertilität feststellen. Im Jena-Plasma [(Jena × Sippe) × Erlangen] sind alle Blüten ± gut fertil. Die Antheren enthalten meist reichlich guten Pollen und öffnen sich in normaler Weise. Nur bei der Kreuzung mit der Sippe Saaleufer [(Jena × Saaleufer) × Erlangen] kommen einige seltene Pflanzen vor, an denen sich die Antheren schlecht öffnen, aber im übrigen normale Form und Farbe haben. In der reziproken Kreuzung mit Saaleufer-Plasma kommen nun umgekehrt nur 2,5% Pflanzen vor, deren Antheren sich zu öffnen vermögen und noch ± guten Pollen entleeren. Die übrigen Pflanzen zeigen alle Übergänge von fertil bis zu völlig pollensterilen Pflanzen, die nurmehr flache, grüne Antheren ohne Pollen besitzen. Eine ähnliche Variationsbreite zeigen die Pflanzen der Dreifachkreuzungen mit Fuchsturm-Plasma [(Fuchsturm × Jena) × Erlangen], es fallen nur die fertilen Pflanzen fort. Zum Teil sind die Antheren der Pflanze flach und grün und enthalten nur völlig degenerierte Pollentetraden, zum Teil sind die Antheren noch rund und gelblich und enthalten noch wohl ausgebildete, wenn auch größtenteils tote Pollentetraden. Im Plasma der *hirsutum*-Sippen Kölleda und Kalksee haben alle Pflanzen rundliche, gelbliche bis grüngelbe Antheren, die aber meist nur toten Pollen enthalten. Sie öffnen sich nicht, sondern schrumpfen und vertrocknen.

Die mikroskopischen Pollenzählungen bestätigen im großen und ganzen dieses Bild (Tabelle 5). Bei Betrachtung der Zahlen ist jedoch zu bedenken, daß die Klasse mit 0% lebendem Pollen sehr verschiedene Sterilitätsstufen enthalten kann: Es können die Pollentetraden bis zur Unkenntlichkeit degeneriert sein, es können aber auch wohl ausgebildete Pollenkörner ohne Zellinhalt in dieser Klasse vorliegen. Demgegenüber geht die Unterscheidung der Klassen

Tabelle 5. *Pollenfertilität.*

Kreuzung	n	Pollenfertilität in Prozent lebenden Pollens										
		0	1–10	20	30	40	50	60	70	80	90	–100	M ± m
(Jena × Klausenburg) × Erlangen	67	—	1,5	1,5	—	—	3,0	—	1,5	6,0	4,5	82,0	88,85 ± 1,72
(Klausenburg × Jena) × Erlangen	43	90,7	9,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,47 ± 0,01
(Jena × Saaleufer) × Erlangen	88	1,1	2,3	1,1	—	—	—	—	1,1	2,3	4,5	87,5	89,67 ± 1,90
(Saaleufer × Jena) × Erlangen	74	56,8	24,3	2,7	2,7	2,7	1,3	2,7	1,3	—	1,3	4,1	11,15 ± 2,37
(Jena × Fuchsturm) × Erlangen	102	1,0	2,9	2,0	2,0	—	2,0	1,0	2,0	4,0	6,8	76,3	84,81 ± 2,4
(Fuchsturm × Jena) × Erlangen	97	84,5	12,5	1,0	1,0	—	1,0	—	—	—	—	—	1,48 ± 0,1
(Jena × Kölleda) × Erlangen	328	1,5	3,3	2,4	1,8	0,9	1,2	1,5	2,6	6,0	10,5	68,3	82,91 ± 2,4
(Kölleda × Jena) × Erlangen	194	74,6	21,5	3,0	1,0	—	—	—	—	—	—	—	1,78 ± 0,39
(Jena × Kalksee) × Erlangen	86	2,3	2,3	1,2	—	3,5	—	3,5	1,2	1,2	3,5	81,3	85,34 ± 2,4
(Kalksee × Jena) × Erlangen	95	75,6	13,2	6,7	3,3	—	—	—	—	—	—	1,1	3,68 ± 0,1

mit verschiedenen Prozentzahlen an lebendem Pollen viel mehr ins Einzelne. Außerdem entstehen an vollfertilen Pflanzen immer wieder durch Klimaschwankungen oder Ernährungsverhältnisse einzelne Blüten mit schlechtem Pollen, die nur durch Zählungen an vielen Blüten einer Pflanze zu erkennen wären. Das vereinzelte Vorkommen von Blüten mit geringerer Fertilität hat also nicht viel zu sagen.

Die Versuche zeigen also, daß die Plasmone von Saaleufer, Fuchsturm und Kalksee, bzw. Kölleda zunehmend Pollensterilität hervorrufen.

In enger Korrelation mit der Pollenfertilität steht die Kronblattgröße. Je geringer die Fertilität ist, desto kleiner werden die Kronblätter. Die Messungen sind in Abb. 7 wiedergegeben. Eine ausführliche Besprechung erübrigt sich.

e) Die Rückkreuzungen.

Auch die Rückkreuzungen entsprechen den Versuchen mit der *hirsutum*-Sippe Klausenburg. Im Jena-Plasma sind sämtliche Rückkreuzungen und Rückkreuzungsgenerationen nach dem Schema (Jena ♀ × Saaleufer ♂) ♀ × Saaleufer ♂ × Saaleufer . . . bisher vollfertil. Sie zeigen keinerlei Entwicklungsstörungen.

Bei den reziproken Rückkreuzungen der verschiedenen *hirsutum*-Sippen mit *hirsutum* Jena nach dem Schema (Saaleufer ♀ × ena ♂) ♀ × ena ♂ × Jena . . . treten nun wieder Stauchungen auf. Sie fehlen nur bei der Rückkreuzung Kalksee mit Jena. Die Pflanzen sehen hier völlig normal aus. Es wird nur bei einzelnen von ihnen die Pollenfertilität herabgesetzt. Das ist weiter nicht verwunderlich. Die F_1-Kreuzungen Jena ⨯ Kalksee sind reziprok gleich, und auch die Dreifachkreuzungen weisen nur geringe plasmatische und genische Unterschiede zwischen den beiden Sippen auf.

Bei der Rückkreuzung der Sippen Saaleufer, Fuchsturm und Kölleda mit Jena, die bei den F_1-Kreuzungen keine Stauchungen, sondern nur Fertilitätsstörungen zeigten, treten in der 2. Rückkreuzungsgeneration gestauchte Pflanzen auf. Die Anzahl und der Stauchungsgrad dieser Pflanzen ist bei den Fuchsturm-Rückkreuzungen (10% gestauchte Pflanzen) am kleinsten, bei den Saaleufer-Rückkreuzungen (40% gestauchte Pflanzen) am größten. In der 3. Rückkreuzungsgeneration nehmen die Stauchungen wieder etwas ab

(Saaleufer × Jena³ z. B. 25% gestauchte Pflanzen). Die extremen Stauchungen kommen also durch die ungünstige Kombination von Saaleufer- und Jena-Genen zustande. Im Laufe der weiteren Rückkreuzungsgenerationen werden sich die Stauchungen auf einen mittleren Störungsgrad einspielen. Die Fertilität der Rückkreuzungen mit *hirsutum* Jena ist ganz allgemein schlecht. In der 2. Rückkreuzungsgeneration sind z. B. 77—89% aller Pflanzen deutlich steril.

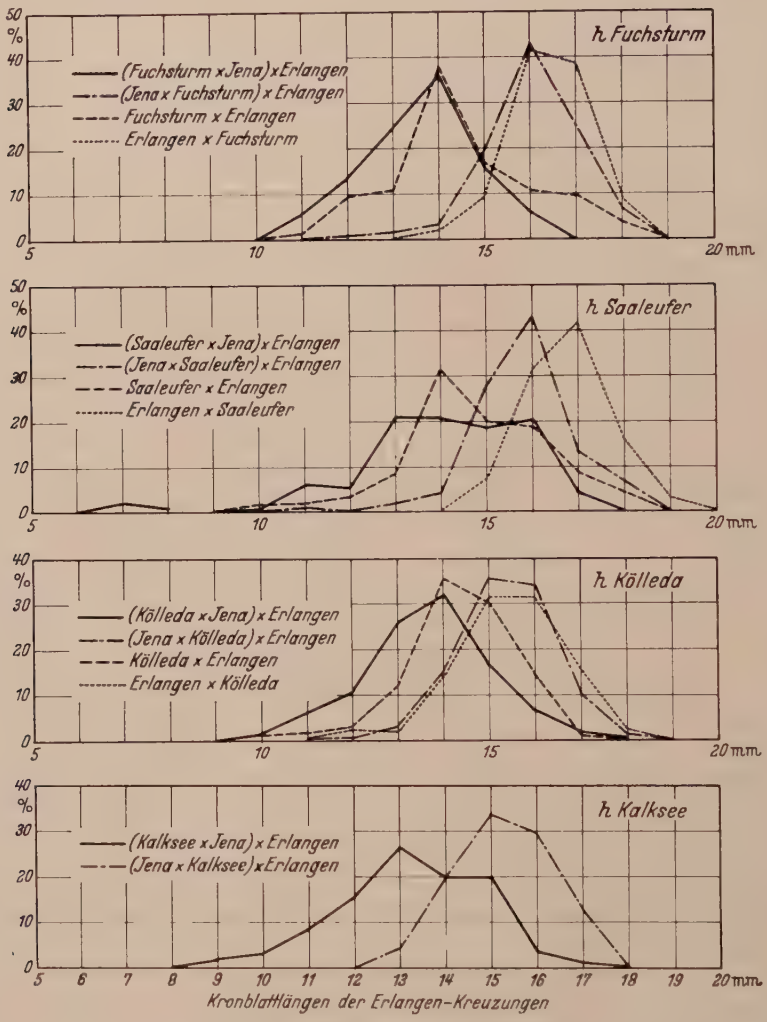


Abb. 7. Kurven der Kronblattlängen.

E. Der Vergleich der verschiedenen hirsutum-Plasmone untereinander.

Nachdem die Versuche ergeben haben, daß die *E. hirsutum*-Sippe aus dem Botanischen Garten Jena in ihrem Plasmon von allen übrigen untersuchten Sippen verschieden ist, war zu untersuchen, ob nur der *hirsutum*-Sippe Jena eine Sonderstellung zukommt, oder ob sich auch die Plasmone der übrigen Sippen, die von natürlichen Standorten stammen, voneinander unterscheiden lassen.

Um das Versuchsmaterial nicht allzu sehr anschwellen zu lassen, wurden eine Anzahl Sippen in 3 Gruppen geteilt. Die Sippen jeder Gruppe wurden reziprok miteinander gekreuzt und dann durch Einkreuzung einer Auslösersippe untersucht. 1. Als Vertreter einer kleinsten geographischen Gruppe wurden die 3 Kölleda-Sippen miteinander verglichen. Sie wuchsen in engster räumlicher Entfernung voneinander und bildeten vermutlich eine Fortpflanzungsgemeinschaft. 2. Eine weitere Gruppe bilden die Sippen Fuchsturm, Saaleufer, Lobeda und Dornburg, der vermutlich auch die Sippe Jena zuzuteilen wäre. Die Standorte liegen soweit voneinander entfernt, daß eine Kreuzbefruchtung ein seltener Zufall sein dürfte. Andererseits ist die Standortentfernung doch so gering (maximal 20 km) und durch das Flußbett der Saale miteinander verbunden, daß ein Transport der flug- und schwimmfähigen Samen innerhalb des Gebietes möglich ist. 3. Völlig verschiedenen Verbreitungsgebieten gehören die Sippen Kalksee (Norddeutsche Tiefebene), Neustadt (Oberschlesien) und Klausenburg (Südostungarn) an (vgl. hierzu Michaelis 1942a).

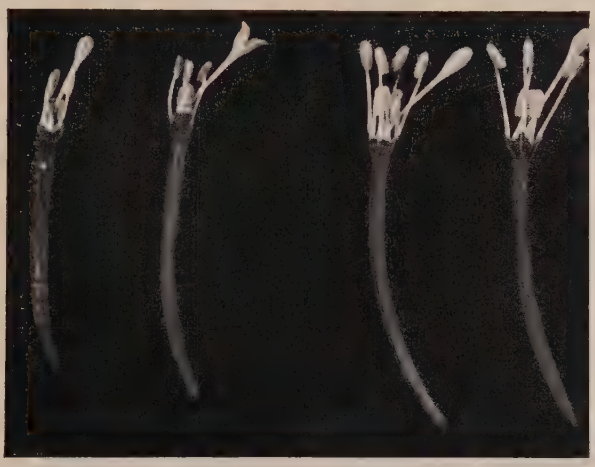


Abb. 8. Unterschiede der Staubblattgrößen der Kreuzung *hirsutum* Fuchsturm × Dornburg (links) und reziprok (rechts).

I. Die Unterschiede der reziproken F_1-Kreuzungen.

Unterschiede der vegetativen Phase fehlen zwischen den reziproken F_1-Kreuzungen vollkommen. Es wurden nur Unterschiede in der Pollenfertilität beobachtet: Sie äußern sich in geringem Maße schon in der Ausbildung und Größe der Staubfäden (Abb. 8). Zu einem quantitativen Vergleich eignen sich am besten die Pollenzählungen in Tabelle 6.

Die 3 Kölleda-Sippen (1. Gruppe) zeigen keine Unterschiede der reziproken Kreuzungen. Auf Grund dieser F_1-Kreuzungen könnte daher der Eindruck entstehen, als ob alle 3 Sippen ein gleiches Plasmon besitzen würden.

In der 2. Gruppe läßt sich ein gleiches Plasmon in keiner Verbindung wahrscheinlich machen. Die Unterschiede in der Kombination Lobeda ♀ Dornburg und Saaleufer ♀ Fuchsturm sind zwar gering und statistisch nicht völlig gesichert, die festgestellten Unterschiede sind aber zu groß, als daß gleiche Plasmone in Betracht gezogen werden könnten. Alle übrigen Verbindungen zeigen eindeutige Unterschiede und beweisen verschiedene Plasmone.

Merkwürdigerweise lassen sich in der 3. Gruppe die Sippen Fuchsturm, Kalksee und Neustadt nicht voneinander unterscheiden. Nur die Kreuzungen mit Klausenburg belegen Plasmon-Unterschiede.

II. Die Dreifachkreuzungen.

Die Beobachtungen an den Dreifachkreuzungen bestätigen und erweitern diese Ergebnisse.

a) Die Wuchsunterschiede.

Auch hier lassen sich die größten Unterschiede im Wuchs und Stauchungsgrad feststellen. Die Höhenmessungen sind in Tabelle 7 wiedergegeben.

Die brauchbarsten Werte geben die Kew *albiflorum*-Kreuzungen, da einerseits die Stauchungen groß, andererseits die Lebensfähigkeit der Pflanzen noch nicht allzu sehr herabgesetzt ist. Bei den München-Kreuzungen sind die Unterschiede geringer, aber ebenfalls gut faßbar. Bei den Erlangen-Kreuzungen wirken sich die Störungen kaum aus. Die Unterschiede machen sich vielfach nur in einer geringen Heterosis bemerkbar. Bei den Coimbra-Kreuzungen sind nun umgekehrt die Entwicklungsstörungen so groß, daß sie eine Analyse der Unterschiede sehr erschweren und stören. Schon die Keimung ist ungewöhnlich schlecht, und es mußten vielfach mehrere Tausend Samen ausgelegt werden, um genügend Keimpflanzen zu erhalten. Fast alle Pflanzen zeigten ein ungewöhnlich schwaches Wachstum und begannen so frühzeitig abzusterben, daß die Messungen schon Mitte Juni, einen Monat vor den übrigen Messungen durchgeführt werden mußten. Im Juli waren fast alle Pflanzen tot. Diese frühe Messung ist in mehrfacher Weise nachteilig: Vielfach beginnen sich die Reziprokenunterschiede erst im Juni herauszubilden und sind zur Zeit der Messungen noch gering. Weiterhin besitzen diese im Sommer stark gestörten Kreuzungen im winterlichen Rosettenstadium ein kräftigeres Wachstum und eine stärkere Kohlehydratspeicherung als normale Kombinationen. Diese Kohlehydratreserven und die etwas frühere Streckung der Rosetten gibt den gestörten Kreuzungen eine anfängliche Überlegenheit, die sich in einer größeren Höhe äußert (vgl. Ross 1944. IV, z. B. Abb. 4 und 5) und erst später in das Gegenteil umschlägt. Die Umkehrung kann in Ausnahmefällen noch bis in den Juni hineinreichen und dann in den Messungen das typische Bild der Reziprokenunterschiede trüben.

Tabelle 6. *Fertilitätsunterschiede*[1].

F_1-Kreuzung ♀ ♂	Pollenfertilität in % a	Reziprokenunterschied in % b	D/m_d c
Kölleda naß × Graben	64,7	103,8	0,4
Kölleda naß × trocken	67,2	95,6	0,4
Kölleda Graben × trocken	63,5	85,0	0,9
Lobeda × Dornburg	98,2	86,8	2,1
Lobeda × Fuchsturm	99,5	17,6	16,9
Lobeda × Saaleufer	99,8	56,4	7,4
Dornburg × Fuchsturm	99,8	15,1	18,5
Dornburg × Saaleufer	99,0	64,5	8,4
Fuchsturm × Saaleufer	96,8	82,8	1,9
Neustadt × Fuchsturm	96,7	96,1	1,1
Neustadt × Kalksee	76,7	100,2	0,03
Neustadt × Klausenburg	94,8	6,3	13,8
Fuchsturm × Kalksee	79,3	103,1	0,4
Kalksee × Klausenburg	81,9	66,0	4,9

Im übrigen zeigten aber die Einkreuzungen der verschieden stark störenden bzw. auslösenden Genome in die reziproken Sippenkreuzungen zum mindesten der 2. und 3. Gruppe eine gute Übereinstimmung. Die Abschwächung oder Verstärkung der Entwicklungsstörungen durch die auslösenden Genome ist

[1] In Spalte a ist die Pollenfertilität in der angegebenen Kreuzungsrichtung angeführt. Aus Raumersparnisgründen ist hier und in anderen Tabellen der Wert der reziproken Kreuzung nicht angegeben, sondern nur die Größe des Unterschiedes in Prozent des Wertes der Spalte a. Der absolute Wert läßt sich leicht errechnen (100% = reziprok gleich. 110% = die Gegenkreuzung hat um eine 10% höhere Fertilität. 50% = die Fertilität ist $^1/_2$ so hoch als in Spalte a. Spalte c gibt den mittleren Fehler der Differenz zwischen der Fertilität der beiden reziproken Kreuzungen wieder.

als jeweils konstanter Faktor zu werten. In Abb. 9 sind die Reziprokenunterschiede der Kew *albiflorum*-Kreuzungen mit denen der München-Kreuzungen (Tabelle 7) verglichen. Alle Werte liegen mit einer relativ guten Übereinstimmung auf einer Linie. Diese Übereinstimmung war nicht ohne weiteres zu erwarten, da die Kombinationen außer dem Kew *albiflorum*-, bzw. München-Genom jeweils die ganz verschiedenen Genom-Kombinationen der einzelnen F_1-Kreuzungen enthalten, die ihrerseits nun Einfluß auf den Störungsgrad nehmen könnten. Die sehr geringe Streuung der Werte in Abb. 9 zeigt, daß der Einfluß dieser Genom-Kombinationen gegenüber dem des *hirsutum*-München- bzw. Kew-Genomes gering ist und vernachlässigt werden kann. Dadurch können nun nicht nur die beiden zu einander reziproken Kombinationen miteinander verglichen werden, sondern alle die verschiedenen München-, bzw. Kew *albiflorum*-Einkreuzungen untereinander. Bei einer fehlenden Übereinstimmung der Werte der Abb. 9 wäre es bei einem Vergleich all der verschiedenen Kreuzungen nur möglich gewesen, die Richtung der Reziprokenunterschiede aufeinander zu beziehen, die relativ gute Übereinstimmung gestattet es aber, innerhalb gewisser Grenzen auch das Ausmaß der Reziprokenunterschiede miteinander in Beziehung zu setzen.

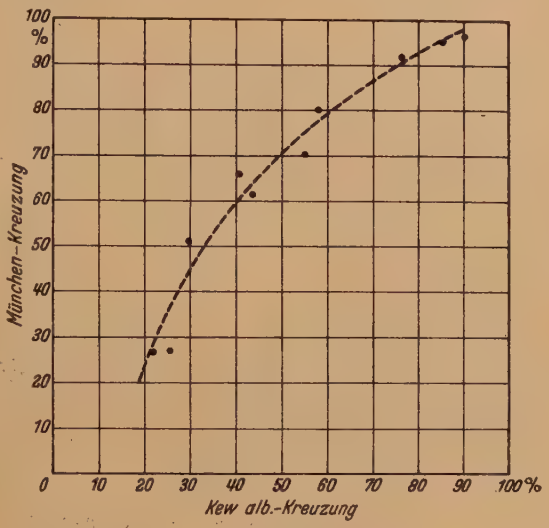


Abb. 9. Vergleich der Reziprokenunterschiede der Tabelle 7 von *hirsutum* München- und *hirsutum* Kew *albiflorum*-Kreuzungen.

Unter diesen Voraussetzungen wurden die Unterschiede der einzelnen reziproken Kreuzungen zur Konstruktion des in Abb. 10 wiedergegebenen Schemas benützt, das einen Überblick über die Größe und die Richtung der Reziprokenunterschiede gibt. Es dürfte auch ein grobes Bild der Plasmonunterschiede geben. Die Korrekturen, die bei Berücksichtigung der verschiedenen Genome anzubringen sind, dürften wahrscheinlich nur geringe Verzerrungen veranlassen. Die Genome sind zwar verschiedenen Maßstäben gleichzusetzen, mit denen wir die Plasmonunterschiede messen. In den Dreifachkreuzungen wird der Maßstab durch das Produkt aller beteiligten Genome erhalten, ist aber so gewählt, daß das bekannte Kew *albiflorum*-, bzw. München-Genom den beherrschenden Einfluß nimmt.

Ein Blick auf die Abb. 10 zeigt, daß sich die untersuchten Plasmone alle in mannigfacher Weise unterscheiden. Die völlige Identität zweier Plasmone läßt sich in keinem Falle wahrscheinlich machen. Sehr kleine Unterschiede bestehen zwischen den Kölleda-Plasmonen. Im übrigen lassen sich aber zwischen den Sippen verschiedener geographischer Herkunft keine eindeutigen Beziehungen herstellen. Auf engem Raum können große Unterschiede entstehen, in ganz

verschiedenen Gebieten aber auch scheinbar ähnliche Plasmone, d. h. Plasmone mit ähnlicher Wirkung.

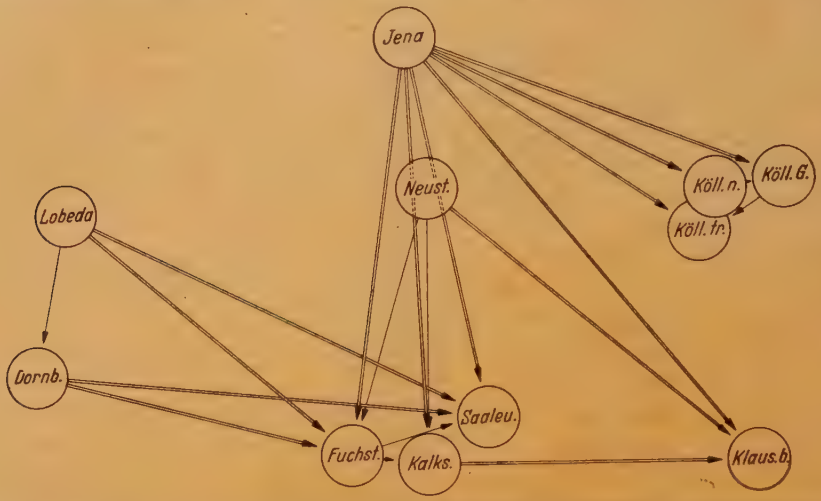


Abb. 10. Schematische Übersicht der Unterschiede zwischen den verschiedenen reziproken Sippenkreuzungen, konstruiert an Hand der Unterschiede der Wuchshöhen (Tabelle 7 und 3). Die Länge der gezeichneten Pfeile ist ungefähr der Größe der Reziprokenunterschiede proportional. Unterschiede, die durch einfach gezeichnete Linien wiedergegeben sind, lassen sich durch F_1-Kreuzungen (Tabelle 6) nicht belegen, zeigen aber in den Dreifachkreuzungen ± große Unterschiede. Doppelt gezeichnete Linien lassen sich sowohl in den F_1-Kreuzungen wie in den Dreifachkreuzungen belegen. Der Pfeil zeigt gegen das stärker störende Plasma. *Hirsutum* Jena → Klausenburg heißt, daß die Dreifachkreuzung mit *hirsutum* Klausenburg-Plasma stärker gestört ist als die reziproke Kreuzung. Die gegenseitige Lage im Raume ergibt sich zum Teil aus der Länge der Verbindungslinien.

Tabelle 7. *Reziproken*

Kombination F_1 — Mutter (S_1 ♀ × S_2 ♂)	× *hirsutum* Coimbra ♂					× *hirsutum* Kew *albiflorum* ♂				
			reziproke Kreuzung					reziproke Kreuzung		
	n	Höhe in cm	Unterschied in % von normal	D/m	n	n	Höhe in cm	Unterschied in % von normal	D/m	n
	a	b	c	d	e	a	b	c	d	e
Kölleda Graben × trocken	216	1,39	93,5	0,7	218	121	9,26	62,8	6,8	57
Kölleda naß × Graben	210	1,31	87,0	1,6	214	80	10,61	81,3	2,7	91
Kölleda naß × trocken	211	1,13	106,1	0,7	199	108	7,06	90,7	1,5	125
Lobeda × Dornburg	9	4,33	51,5	2,2	112	77	35,00	85,7	2,1	77
Lobeda × Fuchsturm	200	14,83	27,4	22,7	124	100	44,64	40,6	5,6	160
Lobeda × Saaleufer	149	8,69	11,6	16,0	150	78	36,90	25,4	14,8	75
Dornburg × Fuchsturm	218	12,79	46,4	8,7	217	65	28,15	76,1	2,1	71
Dornburg × Saaleufer	157	8,50	14,8	18,4	149	79	39,75	22,1	24,1	70
Fuchsturm × Saaleufer	20	0,75	372,0	7,2	144	54	38,30	78,3	2,2	20
Neustadt × Fuchsturm	186	9,73	49,1	5,4	183	59	59,58	55,1	12,1	59
Neustadt × Kalksee	249	7,83	58,7	10,4	205	96	31,98	57,7	10,6	144
Neustadt × Klausenburg	20	6,75	23,1	7,4	220	27	40,19	29,7	8,5	65
Fuchsturm × Kalksee	175	5,09	92,3	2,0	246	35	51,00	90,6	2,3	54
Kalksee × Klausenburg	159	5,33	52,3	8,7	100	118	18,66	43,9	7,0	90

In Spalte a ist die Individuenzahl der in der links angeführten Kreuzungsrichtung
deren durchschnittliche Höhe angegeben. Spalte e enthält die Individienzahlen der rezi-
entsprechenden Höhenwertes ist zwecks besserer Vergleichbarkeit in Spalte c der Rezi-
mittleren Fehler der Differenz zwischen den

Wenden wir uns nun der Betrachtung der Genome zu. Bei den Dreifachkreuzungen treten erwartungsgemäß starke Aufspaltungen auf, wie sie bisher bei allen ähnlichen Kreuzungen beobachtet wurden. Tabelle 8 gibt als Beispiel einige Auszählungen an Hand des Störungsgrades, Abb. 11 einige Höhenmessungen wieder. Sie zeigen fließende Reihen von starken zu schwachen Störungen. In keinem Falle konnten Aufspaltungen beobachtet werden, denen nur wenige Genunterschiede zugrunde liegen. Bei den Kölleda-Kreuzungen ist die Variationsbreite zwar nicht so groß wie in anderen Fällen, doch liegt auch hier eine polygene Aufspaltung vor.

Ein Vergleich der Wirkungsstärken der einzelnen Genome ist durch einen Vergleich der Pflanzentypen mit gleichem Plasmon möglich [nach dem Schema: $(S_1 \times S_a)$ wird mit $(S_1 \times S_2) \times S_a$ und $(S_2 \times S_a)$ mit $(S_2 \times S_1) \times S_a$ verglichen]. Vergleicht man die Genome der Sippen miteinander, die sich nur in geringem Maße in ihrem Plasmon unterscheiden, so finden sich keine geregelten Beziehungen. Vergleicht man aber Sippen mit großen Plasmonunterschieden miteinander, so scheint regelmäßig in einem relativ schwach störenden Plasmon ein relativ stark störendes Genom zu liegen und umgekehrt. Tabelle 9 stellt die verfügbaren Werte zusammen. Kreuzt man in die stark störenden Plasmone der Sippen Klausenburg, Saaleufer und Fuchsturm Genome aus den Sippen mit schwächer störenden Plasmonen ein, also Kalksee, Neustadt und Lobeda, Dornburg, so nehmen in allen Fällen die Entwicklungsstörungen gegenüber den F_1-Kreuzungen stark zu: Die Pflanzenhöhe und die Zahl der normalen Pflanzen nimmt ab. Pflanzen, die denen der F_1-Kreuzung gleichen, finden sich immer nur in den schwächst gestörten der Dreifachkreuzung.

Wuchsunterschiede.

× *hirsutum* München ♂					× *hirsutum* Erlangen ♂				
		reziproke Kreuzung					reziproke Kreuzung		
n	Höhe in cm	Unterschied in % von normal	D/m	n	n	Höhe in cm	Unterschied in % von normal	D/m	n
a	b	c	d	e	a	b	c	d	e
100	6,26	59,9	6,1	100	49	38,37	87,2	3,5	42
98	5,29	98,3	0,1	85	42	51,43	84,2	8,9	49
100	5,76	173,3	3,9	102					
101	54,21	95,2	1,7	100					
102	50,34	66,0	12,5	100	44	47,84	103,4	1,5	46
98	53,78	26,9	20,8	95					
70	44,52	91,8	2,4	42	43	31,16	107,1	0,9	43
103	38,69	26,7	18,0	101	49	39,90	85,9	4,5	48
99	42,83	70,5	20,5	101					
79	41,90	80,0	5,9	94					
101	48,96	51,6	11,2	101					
47	49,57	96,4	1,2	97					
82	31,71	61,1	4,8	74					

[z. B. (Kölleda Gr. ♀ × Kölleda tr. ♂) ♀ × Coimbra ♂] aufgezogenen Pflanzen, in Spalte b proken Kreuzungen [z. B. (Kölleda tr. ♀ × Kölleda Gr. ♂) ♀ × Coimbra]. An Stelle des prokenunterschied in Prozent des Wertes in Spalte b angegeben. Spalte d enthält den Mittelwerten der beiden Höhenmessungen.

Es läßt sich also hieraus ebenso wie bei den Jena-Kreuzungen die Regel ableiten, daß stark und schwach störende Genome bzw. Plasmone sich nur innerhalb gewisser Grenzen beliebig kombinieren lassen. Extreme Wirkungen eines Genoms bzw. Plasmons müssen wohl innerhalb des genetischen Systems

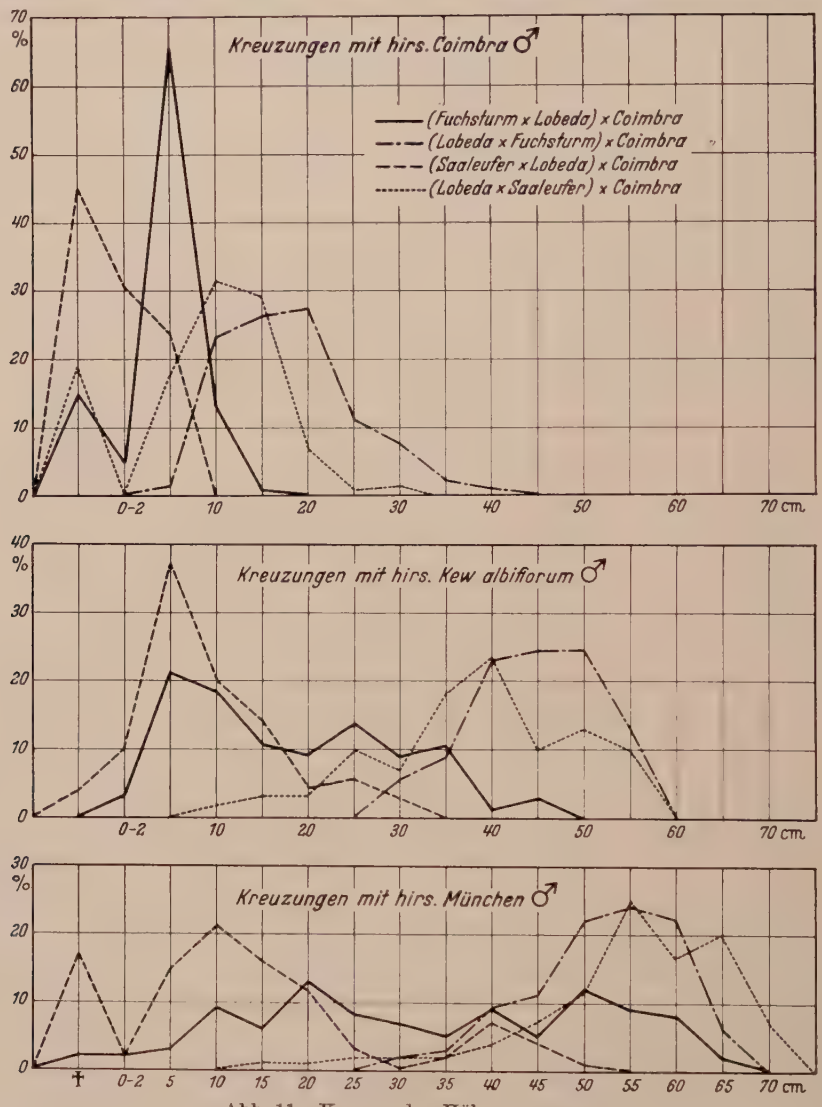


Abb. 11. Kurven der Höhenmessungen.

durch eine entsprechend schwächere Wirkung des zweiten Partners kompensiert werden. Das Schema der Abb. 10 gibt infolgedessen nicht nur ein Bild der Plasmonunterschiede, sondern auch in extremen Zügen gleichzeitig ein Bild der unterschiedlichen Genomwirkungen, soweit sie für die Auslösung der Reziprokenunterschiede Bedeutung haben, allerdings mit umgekehrten Vorzeichen. In manchen Einzelheiten wäre das Bild natürlich zu modifizieren, die Genome

Tabelle 8. *Prozentuale Verteilung der Pflanzen auf die einzelnen Störungsgrade.*

Kreuzung ♀	Kreuzung ♂	n	† infolge Störung	IV gestauchte Zwerge	III gestauchte Büsche wie J + M	II schwach gestaucht	I nicht gestaucht, aber dunkelgrün, meliert	0 normal
Lobeda × Fuchsturm	× Kew *albiflorum*	69	—	—	—	—	17,4	82,6
Lobeda × Saaleufer .	× Kew *albiflorum*	61	—	—	—	1,6	27,9	70,5
Saaleufer × Lobeda .	× Kew *albiflorum*	62	6,4	64,5	24,2	4,8	—	—
Fuchsturm × Lobeda .	× Kew *albiflorum*	66	25,7	25,8	18,2	19,7	10,6	—
Lobeda × Fuchsturm .	× München	96	—	—	—	6,2	43,8	50,0
Lobeda × Saaleufer .	× München	97	—	—	—	—	1,0	99,0
Saaleufer × Lobeda .	× München	95	16,8	54,7	13,7	5,3	9,5	—
Fuchsturm × Lobeda .	× München	102	4,9	21,6	19,6	16,7	22,5	14,7

von Dornburg und Saaleufer z. B. dürften eine stärker auslösende Wirkung haben, als ihnen in dem Schema zugewiesen ist.

Wenn man nun abschließend die durch die Höhenmessungen erfaßten und durch die Stauchungen hervorgerufenen Wuchsunterschiede betrachtet, so fällt die außerordentliche Einförmigkeit der Entwicklungsstörungen auf. Alle gestauchten Pflanzen sehen einander außerordentlich ähnlich, gleichgültig welches Plasma sie besitzen und gleichgültig aus welcher Kreuzung sie stammen. Diese Tatsache ist bei der Vielfalt der Plasmonunterschiede, wie sie Abb. 10 zur Darstellung bringt, erstaunlich. Ihre Bedeutung wird am Schluß noch zu besprechen sein. Erst die genauere Untersuchung aller Eigenschaften zeigt noch kleinere Unterschiede auf, die allerdings das Gesamtbild nicht wesentlich abändern. Sie lassen sich überhaupt nur in bestimmten Kreuzungen erfassen.

Der auffälligste Unterschied betrifft die Blattform, die weiter unten zu besprechen sein wird. Daneben finden sich aber auch noch weitere Unterschiede, die jedoch nur schwierig zu fassen und zu belegen sind. Ein solcher Unterschied ist die Art der Verzweigung, die das Lobeda-Plasma kennzeichnet und in den Coimbra-Kreuzungen sichtbar wird. Normalerweise setzt bei allen

Tabelle 9. Vergleich der F_1-Kreuzungen mit den Dreifach-Kreuzungen. (Erklärung Seite 371.)

♀-Sippe	Messung	F_1-Kreuzung S ♀ × Kew *albiflorum* ♂	Dreifach-Kreuzungen: (S ♀ × Lobeda ♂) ♀ × Kew *albiflorum* ♂	(S ♀ × Dornburg ♂) ♀ × Kew *albiflorum* ♂	(S ♀ × Neustadt ♂) ♀ × Kew *albiflorum* ♂	(S ♀ × Kalksee ♂) ♀ × Kew *albiflorum* ♂
Fuchsturm .	Höhe in cm	85,9	18,1	21,4	32,8	51,0
	% normaler Pflanzen	100	0	8	73	100
Saaleufer . .	Höhe in cm	48,4	9,4	8,8	—	—
	% normaler Pflanzen	46	0	0	—	—
Klausenburg	Höhe in cm	40,3	—	—	7,9	8,2
	% normaler Pflanzen	4,3	—	—	0	0
		Sippe ♀ × München ♂			× München ♂	
	Höhe in cm	30,6	—	—	25,2	19,4
	% normaler Pflanzen	44	—	—	24	21

gestörten Coimbra-Kreuzungen die Wuchsverzögerung sehr früh ein, sie staucht die Hauptachse besonders stark und führt korrelativ zu einer starken Bildung von Seitensprossen in den Achseln aller Blätter, auch der Keimblätter. Es entstehen dadurch im Umriß halbkugelige, manchmal sogar fladenförmige Pölsterchen, bei denen der Durchmesser der Höhe gleichkommt oder sie überschreitet. Im Lobeda-Plasma ist ± unabhängig vom Stauchungsgrad die Bildung von Seitensprossen hinausgezögert. Sie können im unteren Teile der Hauptachse ganz fehlen und bleiben auch im oberen Teile kurz. Die gestörten Pflanzen sind

Abb. 12. 2 vergleichbare (gleichgroße!) Pflanzen der Kreuzung *hirsutum* (Fuchsturm × Lobeda) × Coimbra (links) und (Lobeda × Fuchsturm) × Coimbra (rechts). Im Lobeda-Plasma wie im Jena-Plasma extrem schmale Blätter.

daher schlank und bilden im Umriß keulen- bis säulenförmige Gebilde. Selbstverständlich finden sich im Ausbildungsgrad dieser Wuchsunterschiede mannigfache Differenzen, trotzdem lassen sich alle beobachteten *hirsutum* Coimbra-Bastardpflanzen mit Lobeda-Plasma von den reziproken Kreuzungen an diesem Merkmal unterscheiden.

b) Die Unterschiede der Blattform.

Schon das Plasmon der Sippe Jena ließ sich dadurch kennzeichnen, daß bei extremer Störung sehr schmale Blätter gebildet werden. Eine sehr ähnliche, wenn auch etwas abgeschwächte Tendenz zur Bildung schmaler Blätter läßt sich auch in dem Plasma der Sippen Lobeda und Dornburg feststellen, in ganz schwachem Ausmaße auch im Plasma der Sippen Kalksee und Neustadt. Die große Ähnlichkeit der im Lobeda-Plasma entstehenden Blattform mit der des Jena-Plasmas zeigt am besten ein Vergleich der Abb. 12 mit Abb. 2 und 5. Es werden hauptsächlich die Blätter der Seitenachsen stärkst gestörter Pflanzen verschmälert. Daher besitzen die Zwergpflanzen der Coimbra-Kreuzungen besonders schmale Blätter, während bei den Kew *albiflorum*-Kreuzungen die Unterschiede schwächer ausgeprägt sind (vgl Tabelle 10). Die Blätter der

Hauptachsen sind nur wenig verschmälert (Abb. 13). Da diese aber von den Blättern der Seitenachsen verdeckt werden, bestimmen letztere den Habitus der Pflanzen.

Leider machten die Blattmessungen an den meist kümmerlichen, absterbenden Pflanzen gewisse Schwierigkeiten. Es konnten nicht die kennzeichnenden, schmalen Blätter der Seitenachsen gemessen werden, da in den dichten Pölsterchen die Entnahme wirklich vergleichbarer Blätter schwierig ist und in den reziproken Kreuzungen nicht immer entsprechende Seitenachsen ausgebildet

Abb. 13. Unterschiede zwischen den Blättern der Hauptachse bei den Kreuzungen *hirsutum* (Lobeda × Fuchsturm) × Coimbra (oben) und (Fuchsturm × Lobeda) × Coimbra (unten). Zeichnung nach Blattpausen.

werden. Die Messungen an den Blättern der Hauptachse sind in Tabelle 10 niedergelegt.

Die absoluten Größenmaße werden im großen und ganzen von der Wuchsintensität der Pflanzen bestimmt und laufen daher den Höhenmessungen parallel. Sie brauchen nicht weiter besprochen zu werden.

Die größten und sichersten Unterschiede des Längen: Breitenverhältnisses sind in den beiden (Lobeda ⨯ Fuchsturm) × Coimbra-Kreuzungen festzustellen. Sie allein eignete sich wegen der guten Wüchsigkeit des Bastardes mit Lobeda-Plasma (günstige Plasmon-Genomkombination) zur genaueren Analyse. Infolge der genischen Aufspaltungen ist das Längen: Breitenverhältnis der Blätter starken Schwankungen unterworfen. Die Messungen geben zum mindesten an den Blättern der Hauptachsen Kurven, die sich gegenseitig überschneiden. Setzt man aber das Längen: Breitenverhältnis in Beziehung zu der Blattgröße (Abb. 14), so läßt sich jede Pflanze auf Grund der Blattmessungen einem der beiden Plasmen zuweisen. Da bei diesen Kreuzungen ausnahmsweise die Keimung gut und die Pflanzensterblichkeit gering ist, und auch die F_1-Bastarde

Tabelle 10. *Blattmessungen.*

Kombination		Blattlänge			Blattbreite			Länge/Breite	
F_1-Mutter (S_1 ♀ × S_2 ♂)	Vater	absoluter Wert in mm	Reziproken-unterschied in % von normal[1]	D/m	absoluter Wert in mm	Reziproken-unterschied in % von normal[1]	D/m	Wert	Wert der reziproken Kreuzung
Kölleda Graben × trocken	Coimbra	16,25	101,5	0,3	6,56	91,6	1,7	2,48	2,75
	Kew *albiflorum*	38,70	81,3	6,4	15,84	81,2	5,8	2,44	2,45
Kölleda naß × Graben	Coimbra	18,29	96,7	0,8	7,10	84,9	3,0	2,58	2,93
	Kew *albiflorum*	39,46	101,7	0,6	15,49	105,2	1,8	2,55	2,46
Kölleda naß × trocken	Coimbra	18,72	97,8	0,5	6,89	94,5	2,3	2,72	2,81
	Kew *albiflorum*	39,14	82,2	7,8	16,08	81,8	9,1	2,43	2,44
Lobeda × Dornburg	Coimbra	26,87	75,3	1,3	9,00	94,1	0,3	2,99	2,38
	Kew *albiflorum*[2]	48,69	121,2	3,3	16,79	121,7	6,7	2,90	2,89
Lobeda × Fuchsturm	Coimbra	54,55	58,9	10,3	15,75	83,9	3,9	3,70 ± 0,06	2,52 ± 0,0
	Kew *albiflorum*	56,27	94,0	1,5	18,05	100,0	0	3,10	2,90
Lobeda × Saaleufer	Coimbra	46,43	58,9	10,5	16,07	82,5	3,1	2,90	2,10
	Kew *albiflorum*	59,61	74,1	7,2	22,28	80,2	6,0	2,70	2,50
Dornburg × Fuchsturm	Coimbra	56,47	74,0	8,1	17,58	100,6	0,1	3,21	2,36
	Kew *albiflorum*	66,98	90,3	2,2	20,20	89,9	2,1	3,31	3,33
Dornburg × Saaleufer	Coimbra	44,00	74,7	4,7	14,09	105,4	0,6	3,20	2,21
	Kew *albiflorum*	62,70	78,1	6,7	21,04	90,1	3,1	3,35	3,85
Fuchsturm × Saaleufer	Coimbra	21,87	124,1	2,8	11,00	116,4	2,1	1,99	2,12
	Kew *albiflorum*	63,73	91,7	1,7	20,16	98,6	0,2	3,16	2,94
Neustadt × Fuchsturm	Coimbra	48,34	66,0	17,6	17,82	83,2	6,8	2,71	2,15
	Kew *albiflorum*	84,05	70,6	8,6	26,00	73,8	8,6	3,23	3,09
Neustadt × Kalksee	Coimbra	43,44	69,3	13,2	17,28	82,8	6,9	2,63 ± 0,03	2,22 ± 0,0
	Kew *albiflorum*	68,89	65,1	13,6	23,20	73,1	11,0	2,96	2,63
Neustadt × Klausenburg	Coimbra	48,34	66,0	17,6	17,82	83,2	6,8	2,71	2,15
	Kew *albiflorum*	84,05	70,6	8,6	26,00	73,8	8,6	3,23	3,09
Fuchsturm × Kalksee	Coimbra	35,26	90,9	3,9	16,05	91,4	3,7	2,20	2,19
	Kew *albiflorum*	71,00	93,3	2,5	22,72	95,1	1,8	3,13	3,06
Kalksee × Klausenburg	Coimbra	37,57	82,5	7,6	18,10	84,6	4,7	2,08	2,02
	Kew *albiflorum*	56,68	82,6	4,6	19,75	89,9	3,1	2,87	2,64

[1] Vgl. Tabelle 6.
[2] Infolge Pflanzfehler im Lobeda-Plasma schlecht angewachsen, daher Werte zu klein.

keinen Ausfall ♀ Gonen zeigen, so lassen sich die beobachteten Unterschiede trotz der relativ schwachen Ausprägung eindeutig auf Plasmonunterschiede zurückführen. Die Maße der übrigen Kreuzungen sind aus Tabelle 10 zu entnehmen.

Zu diesen Unterschieden der Blattform kommen noch weitere Unterschiede in der Ausbildung der Blätter. Sie sind z. B. im Lobeda- oder Dornburg-Plasma

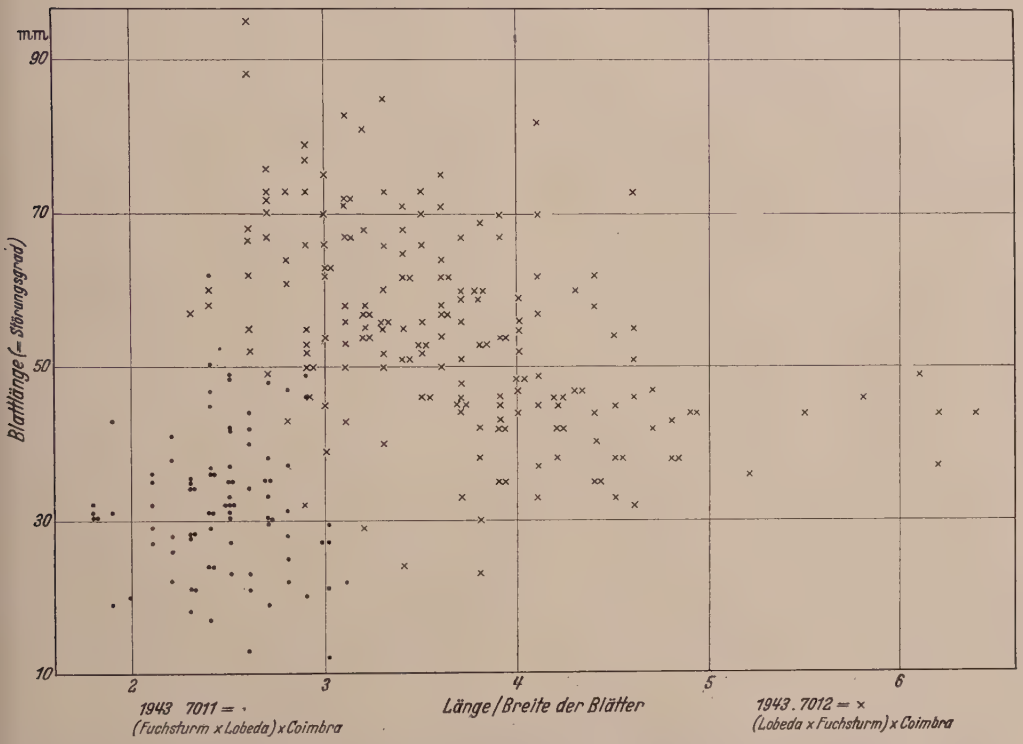


Abb. 14. Korrelationstabelle zwischen der Blattlänge und dem Längen-Breitenverhältnis der Blätter bei der Kreuzung *hirsutum* (Lobeda × Fuchsturm) × Coimbra (= ×) und reziprok (= ·).

wie im Jena-Plasma dicker und besitzen eine körnig rauhe Oberfläche im Gegensatz zu der dünnen, wellig verbogenen Lamina mit glatter Oberfläche bei der reziproken Kreuzung. Die Farbe ist ein weißliches Blaugrün, gegenüber der dunkel-olivgrünen Farbe.

c) Unterschiede der Pollenfertilität.

Mikroskopische Zählungen der Pollenfertilität konnten nicht durchgeführt werden, doch ließen sich schon an Größe und Ausbildung der Staubfäden manche Unterschiede feststellen (Abb. 15).

Die meisten Beobachtungen stehen in Übereinstimmung mit denen an den F_1-Kreuzungen. In der Gruppe der Kölleda-Kreuzungen lassen sich keine Reziprokenunterschiede feststellen.

Bei den Kreuzungen mit den Sippen Lobeda, Dornburg und Fuchsturm, Saaleufer treten unter den Pflanzen der Dreifachkreuzungen komplizierte Aufspaltungen auf, die im Lobeda- und Dornburg-Plasma überwiegend fertile, in

den reziproken Kreuzungen überwiegend sterile Pflanzen geben (Tabelle 11). Dornburg- und Lobeda-Plasma lassen sich am Antherenbild nicht unterscheiden. Meines Erachtens scheint das darauf zu beruhen, daß die sonst festzustellende Korrelation: schwach störendes Plasmon, stark störendes Genom beim Vergleich der an sich nicht sehr verschiedenen Sippen Lobeda-Dornburg durchbrochen ist. Es scheinen hier relative Genom- und Plasmonwirkungen gleichsinnig zu verlaufen. Bei der Lobeda-Dornburg-Kreuzung wird vermutlich die relativ schwache Wirkung des Lobeda-Plasmons durch die Einkreuzung des stärker wirksamen Dornburg-Genoms, in der reziproken Kreuzung umgekehrt die stärkere Wirkung des Dornburg-Plasmons durch das schwächere Lobeda-Genom kompensiert werden. Der Grad der Reziprokenunterschiede scheint also in hohem Maße von dem gegenseitigen Wirkungsverhältnis der einzelnen Genome und Plasmone abhängig zu sein.

Abb. 15. Reziprokenunterschiede der Pollenfertilität der *hirsutum* (Saaleufer × Dornburg) × Erlangen-Kreuzung (oben) und der *hirsutum* (Dornburg × Saaleufer) × Erlangen-Kreuzung (unten). In der Mitte halbierte Blüten, daneben Kronblätter entfernt.

Bei den Kreuzungen der 3. Gruppe lassen sich an der Antherenausbildung keine Aufspaltungen feststellen. Der Vergleich Neustadt ♀ Kalksee und Fuchsturm ♀ Kalksee zeigt bei den F_1-Kreuzungen keine Reziprokenunterschiede. Die Antheren sehen in allen Fällen gut fertil aus. Beim Vergleich von Neustadt × Fuchsturm und Neustadt × Klausenburg sind im Neustadt-Plasma alle Pflanzen fertil, in der reziproken Kreuzung alle steril. Die Aufspaltungen, die zu erwarten wären, scheinen zu fehlen. Man könnte hier, wie in ähnlichen anderen Fällen von einer Antecedenz des Plasmons sprechen. Es dürften hier aber wohl nur bestimmte Plasmon-Genom-Kombinationen vorliegen, die nun nicht, wie bei der Dornburg-Lobeda-Kreuzung die Variationskurven zusammenschieben, sondern so weit auseinander rücken, daß sich die Aufspaltung in der Antherenausbildung nicht mehr manifestieren kann[1]. Bei den Kalksee-Klausenburg-Kreuzungen sind sämtliche Pflanzen steril, doch sind im Kalksee-Plasma alle Antheren länger als bei der reziproken Kreuzung.

F. Diskussion.

Wenn nun abschließend die Untersuchungsergebnisse überblickt werden, so soll nur nochmals die überraschende Tatsache besprochen werden, daß in einer Gruppe von Sippen, die nach dem Gesichtspunkt möglichst gleichartiger

[1] Bei einer mikroskopischen Auszählung lebender und toter Pollenkörner in z. B. fertilen Pflanzen hätten sich vielleicht noch verschiedene Genotypen feststellen lassen, die sich aber an der Antherenausbildung nicht unterscheiden lassen.

Tabelle 11. *Pollenfertilität.*

	Prozentuale Häufigkeit der Fertilitätsstufen																	
	× *hirsutum* Kew *albiflorum*						× *hirsutum* München						× *hirsutum* Erlangen					
	n	blüht nicht	steril	± steril	± fertil	fertil	n	blüht nicht	steril	± steril	± fertil	fertil	n	blüht nicht	steril	± steril	± fertil	fertil
Lobeda × Fuchsturm	49	—	—	8,2	26,5	65,3	82	—	6,1	25,6	35,4	32,9	42	—	—	—	2,4	97,6
reziprok	38	68,4	31,6	—	—	—	88	45,4	54,6	—	—	—	47	6,4	38,3	46,8	8,5	—
Lobeda × Saaleufer	17	—	5,9	41,2	35,3	17,6	83	—	—	2,4	41,0	56,6	27	—	—	—	—	100,0
reziprok	55	100,0	—	—	—	—	80	85,0	13,7	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—
Dornburg × Fuchsturm	12	—	8,3	50,0	33,3	8,3	31	—	6,4	25,8	22,6	45,2	40	—	—	5,0	5,0	90,0
reziprok	50	72,0	26,0	2,0	—	—	61	14,8	62,2	18,0	4,9	—	22	35,0	—	60,0	5,0	
Dornburg × Saaleufer	51	27,5	33,3	27,5	9,8	2,0	67	16,4	6,0	13,4	40,3	23,9	43	—	—	—	—	100,0
reziprok	38	94,7	5,3	—	—	—	96	84,4	15,6	—	—	—	35	—	88,6	11,4	—	—
Dornburg × Lobeda	—	—	—	—	—	—	78	1,3	2,6	26,9	34,6	34,6	—	—	—	—	—	—
reziprok	—	—	—	—	—	—	60	—	6,7	25,0	41,7	26,7	—	—	—	—	—	—

Plasmonwirkungen ausgewählt wurden, doch keine mit Sicherheit wirklich gleichen Plasmone gefunden werden können, sondern daß sie bei reziproker Kreuzung untereinander erhebliche Unterschiede zeigen.

Der Versuch, die Gleichartigkeit der Reziprokenunterschiede mit der Wirkung gleichartiger Gene erklären zu wollen, ist zum Scheitern verurteilt, nachdem bei der Analyse des Zusammenwirkens von Plasmon und Genom festgestellt wurde, daß in bezug auf die Auslösung der Reziprokenunterschiede alle Gene nur eine unspezifische, quantitative Wirkung haben. Bei der Gegenüberstellung der verschiedensten Gene zu dem einen Plasmon der Sippe Jena mußte sogar der Eindruck entstehen, als würden die Gene nur einen plasmonspezifischen Effekt auslösen (Michaelis I—VI. 1940—1942).

Nun zeigt sich in den hier geschilderten Versuchen, daß bei gleichen Reziprokenunterschieden auch die Plasmone sehr verschieden sein können. Die Gleichartigkeit der Reziprokenunterschiede kann also auch nicht auf der Gleichheit der Plasmone beruhen.

Diese auf Grund der Untersuchung der *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmone gemachte Erfahrung wird nun durch Untersuchung anderer Plasmone bestätigt. Überblickt man alle bisher bei *Epilobium* beobachteten Reziprokenunterschiede, so kann man sie in 2 große Gruppen einteilen: In die etwas häufigeren Unterschiede der Pollenfertilität und in die seltenen, von dem Plasmon der Sippe Jena her bekannten Unterschiede der vegetativen Entwicklung. Man könnte daran denken, daß diesen 2 Gruppen von Reziprokenunterschiede 2 qualitativ verschiedene Gruppen von Plasmonen zugrunde liegen. Über Untersuchungen an Plasmonen, die nun auf Grund gleichartiger Wirkungen auf die Pollenfertilität ausgewählt wurden, wird noch zu berichten sein (Michaelis 1948, VIII). Es sei hier nur erwähnt, daß dort ganz ähnliche Verhältnisse gefunden wurden wie bei den *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmonen. Alle

Plasmone, die bei bestimmten Einkreuzungen gleichartige Störungen der Pollenfertilität ergaben, lassen sich bei reziproker Kreuzung untereinander doch wieder unterscheiden. Die Gene haben aber auch dort nur einen unspezifischen, auslösenden Effekt.

Es ist weiter bemerkenswert, daß bei reziproker Kreuzung der *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmone Unterschiede in der Pollenfertilität auftreten. Auf der anderen Seite können an den Plasmonen, die auf Grund ihrer spezifischen Wirkung auf die Pollenfertilität ausgewählt wurden, durch Herstellung extremer aber sonst unspezifischer Genomkombinationen Entwicklungsstörungen ausgelöst werden, die denen des Jena-Plasmons entsprechen. Zwei verschiedene Gruppen von Plasmonunterschieden bestehen also in Wirklichkeit nicht und man könnte sagen, daß so gut wie alle Reziprokenunterschiede bei *Epilobium* gleicher Art sind, obwohl die verschiedensten Plasmone und die verschiedensten Genome an ihrer Entstehung beteiligt sind.

Diese Beobachtungen könnten nun zu der Vermutung führen, daß alle die verschiedenen Plasmone nur quantitative Abänderungen eines Grundtyps sind und sich ähnlich den verschiedenen Allelen eines Genes zu einer Reihe anordnen lassen. Mit einer solchen Meinung lassen sich aber viele Beobachtungen nicht in Einklang bringen. Die unspezifische, auslösende Wirkung der einzelnen Gene ist auf dieser Grundlage kaum vollständig zu verstehen. Auch haben die einzelnen Plasmone doch wieder eine, wenn auch nicht sehr in die Augen fallende spezifische Wirkung: Es sei auf die Unterschiede z. B. der Blattbreite, des Wuchses, der Pilzresistenz usw. (vgl. auch Michaelis 1948a) hingewiesen. Auch wäre zu erwarten, daß bei einer wirklich unspezifischen Wirkung alle Plasmoneffekte gleichsinnig abgestuft sind und sich zu einer Reihe anordnen lassen. Schon das äußere Bild des Schemas der Abb. 10 spricht gegen eine solche Möglichkeit. Vor allen Dingen widerspricht der Annahme einer Unspezifität der Plasmone, daß ihre Wirkung auf Pollenfertilität und Stauchung völlig verschieden und gegensätzlich sein kann. Es gibt zwar Plasmone, die gleich stark (z. B. Fuchsturm, Klausenburg) oder gleich schwach (z. B. Lobeda) auf Pollenfertilität und Stauchung einwirken. Es gibt aber auch Plasmone, die auf die Fertilität extrem starken Einfluß nehmen, auf die Stauchung aber so gut wie keinen (z. B. Xanthi) und umgekehrt (z. B. Jena). Solche Tatsachen sprechen doch dafür, daß die Plasmone, ebenso wie die Genome sich nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ unterscheiden.

Wir stellen also als wesentliches Ergebnis der Versuche fest: Verschiedenheit von Plasmonen und Genomen auf der einen Seite, gleichartige Reziprokenunterschiede auf der anderen. Zur Aufklärung dieses Widerspruches sei folgende Hypothese zur Diskussion gestellt: Die Art und Weise, wie sich die sehr kennzeichnenden und innerhalb der Gestaltungsmöglichkeiten der Gattung *Epilobium* durchaus spezifischen Entwicklungsstörungen äußern, ist weder gen-, noch plasmon-spezifisch, sondern sie wird durch *die Struktur des gesamten genetischen Systems* bestimmt.

Die Zelle ist als lebender Organismus nicht nur ein System bestimmt koordinierter Lebenssubstanzen oder vielmehr Lebensreaktionen, sondern ist in genetischer und auch entwicklungsmechanischer Hinsicht ein System, in dem die genetischen Induktoren in spezifischer Weise miteinander und mit den Umwelt-

einflüssen verknüpft sind, und in dem die Entwicklungsabläufe in sinnvoller, geordneter Weise aufeinander folgen. Das Zellplasma dürfte ein bei den einzelnen Pflanzen verschiedenes, spezifisch wandelbares Reaktionssubstrat sein. Es ist nur verfehlt, das Plasmon diesem Reaktionssubstrat gleichzusetzen, das noch zahlreiche alloplasmatische Bestandteile enthält. Das plasmatische Reaktionssubstrat ist das Produkt aller vorausgegangenen Wirkungen sämtlicher Erbträger, des Plasmons ebensogut wie des Genoms, und mit ihm werden die einzelnen Erbträger in eng verflochtener Weise zusammenwirken. Es wird dabei Reaktionen geben, in denen die Spezifität der genetischen Komponenten zurücktritt zugunsten einer eigenen Reaktionsnorm des Cytoplasmas als Ganzem. Es dürfte die plasmaeigene Reaktionsnorm sein, die uns entgegentritt, wenn durch den Einbau eines beliebigen, aber schlecht passenden Genoms oder Plasmons stets die gleiche Reaktionsnorm, die gleiche Entwicklungsstörung erfolgt.

Die Entstehung der Entwicklungsstörungen könnte man durch folgendes Beispiel versinnbildlichen: Man könnte die nacheinander in der Zelle ablaufenden Reaktionsketten mit einer aufbauenden Konstruktion vergleichen. Verwendet man einzelne wesentliche Teile aus einer ganz anders gearteten Konstruktion zu dem Aufbau, so kann dies zum Einsturz der gesamten Konstruktion führen. In der Regel wird nun die Art des Einsturzes von der Art der gesamten Konstruktion, nur sehr unwesentlich von der Art der ungeeigneten Teile bestimmt werden.

Die Plasmonunterschiede äußern sich nun besonders in der Pollenfertilität. Es wird dies nicht auf einer spezifischen Wirkung der Plasmone auf die Pollenentwicklung beruhen, sondern darauf, daß die Pollenentwicklung eine besonders kritische Phase ist, die infolge der an sich schwierigen Ernährung des Pollens durch das Tapetum durch die verschiedenartigsten, kleinsten Abweichungen von der Norm der Entwicklung gestört wird und zu einem Absterben der Pollenkörner führt. Weiterhin gehören zu den ersten Anzeichen eines gestörten Cytoplasmabaues nach den Untersuchungen von Ross (1941—1947, I—V) Veränderungen des Redoxsystems, in deren Gefolge weitere system-spezifische Reaktionen auftreten: Stauchungen, Änderungen des Kohlehydratstoffwechsels usw.

Inwieweit es möglich sein wird, auch plasmon-spezifische Entwicklungen aufzufinden, muß die Zukunft zeigen. Einzelne Hinweise sind sowohl in den hier niedergelegten Beobachtungen, sowie bei Untersuchungen über Plasmonabänderungen zu finden (Michaelis 1945b).

Sollte die hier ausgesprochene Hypothese über das Zusammenwirken von Genom und Plasmon im Rahmen eines genetischen Systems richtig sein, so ergibt sich folgende weitere Ableitung: Alle bisher bekannten Plasmonunterschiede bedingen, so sie überhaupt erkennbar werden und zu einer stärkeren Auswirkung gelangen, eine Störung des Systemgleichgewichtes. Bei den Genunterschieden ist dies nicht mit dieser Regelmäßigkeit der Fall. Man könnte demnach dem Plasmon innerhalb des Gesamtsystems eine besonders wesentliche, system-erhaltende Wirkung zusprechen, die allerdings auch eine etwas größere Einförmigkeit der Plasmone verlangt. Den *Genunterschieden*, weniger den Genen selbst, dürfte eine mehr system-modifizierende Bedeutung zukommen, obwohl auch bei stärkeren Abänderungen der Gene Störungen des

Gesamtsystems vorkommen und alle größeren Mutanten meist ebenfalls Defekte verursachen. In spekulativer Weise ließe sich diese Unterscheidung noch weiter ausspinnen. Man könnte dem Plasmon eine größere Bedeutung für die Lebenserhaltung, eine geringere Bedeutung für die Mannigfaltigkeit der Organismen zusprechen. In Phylogenie und Artentstehung könnte das Plasmon mehr an der Entwicklung neuer physiologischer Grundformen des Lebens, weniger an der Ausschmückung und Ausgestaltung der äußeren Gestalt beteiligt sein. Im übrigen würde hier eine Diskussion dieser Probleme zu weit führen.

Der technischen Assistentin, Frl. L. Rothe, danke ich herzlich für die gewissenhafte Herstellung der für die Untersuchungen benötigten Kreuzungen.

Zusammenfassung.

Nachdem in früheren Versuchen die Wirkung des *hirsutum* Jena-Plasmons und sein Zusammenspiel mit den verschiedensten Genomen ausführlich untersucht wurde, war zu prüfen, ob die dabei beobachteten Gesetzmäßigkeiten allgemeine Gültigkeit besitzen. Über vergleichende Untersuchungen an Plasmonen, die nur zu Reziprokenunterschieden der Pollenfertilität führen, wird noch zu berichten sein. In den thüringischen *hirsutum*-Sippen kommen nun gehäuft Plasmone vor, die dem von *hirsutum* Jena außerordentlich ähnlich sind und dieselben Störungen auch der vegetativen Phase hervorrufen können. Eine vergleichende Untersuchung solcher *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmone ergibt folgendes:

1. Alle Plasmone (Jena eingeschlossen) rufen den gleichen Typ von Wuchsdepressionen, Stauchung, Melierung und Pollensterilität hervor. Sie unterscheiden sich in der Quantität dieser Wirkung, aber auch qualitativ in der Bestimmung der Blatt- und Wuchsform. Die ± große Verschiedenheit der Plasmone ist in Abb. 10 zum Ausdruck gebracht.

2. Selbstverständlich unterscheiden sich die einzelnen Sippen auch in ihren Genomen, die in derselben Weise an der Auslösung der Reziprokenunterschiede beteiligt sind, wie dies bei Untersuchung des *hirsutum* Jena-Plasmas festgestellt wurde. Bei geringen Plasmonunterschieden läßt sich keine Gesetzmäßigkeit zwischen der die Reziprokenunterschiede auslösenden Wirkung der Plasmone und der der Genome feststellen. Bei großen Plasmonunterschieden liegt regelmäßig in einem stark wirksamen Plasmon ein relativ schwach wirksames Genom und umgekehrt. Es kann daraus geschlossen werden, daß Plasmon- und Genomunterschiede unabhängig von einander entstanden sind, und daß sich unter der selektiven Wirkung der Umwelt ein harmonisches Gleichgewicht zwischen Plasmon und Genom herausgebildet hat.

3. Die Größe der Reziprokenunterschiede ist gleichermaßen von Genom und Plasmon abhängig. Sie kann nur unter bestimmten Voraussetzungen als Maß für die Plasmonunterschiede verwendet werden.

4. Die Tatsache — sie wird noch in einer weiteren Veröffentlichung zu belegen sein —, daß trotz mannigfacher quantitativer und qualitativer Plasmonunterschiede immer wieder die gleichen oder sehr ähnliche Entwicklungsstörungen an den reziprok verschiedenen Bastarden zu beobachten sind, zeigt, daß die Art der Entwicklungsstörungen nicht von spezifischen Genen, auch nicht, wie bei Untersuchung einiger weniger Plasmone der Eindruck entstehen konnte,

von spezifisch verschiedenen Plasmonen bestimmt wird. Die Art der Entwicklungsstörungen wird wahrscheinlich durch die Struktur des gesamten genetischen Systems bedingt, in dem die verschiedenen Plasmonunterschiede wohl in sehr verschiedener Weise das Systemgleichgewicht stören können, die Entwicklungsstörungen aber durch ein strukturspezifisches Versagen des Gesamtsystems entstehen. Daß alle erkennbaren, größeren Plasmonunterschiede das Gesamtsystem stören und es nicht wie die Gen-Unterschiede nur zu modifizieren vermögen, könnte als ein Zeichen für die system-erhaltende Bedeutung der Plasmonunterschiede ausgelegt werden.

Literatur.

Lehmann, E., G. Hinderer, H. Graze u. G. Schlenker: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. Jb. Bot. **82**, 657 (1936). — Michaelis, P.: Über den Einfluß von Kern und Plasma auf die Vererbung. Biol. Zbl. **49**, 302 (1929). — Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung der Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Z. Vererbungslehre **65**, 1, 353 (1933). — Über die Konstanz des Plasmons. Z. Vererbungslehre **74**, 435 (1938). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 187 (1940). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. II. Über die Konstanz des Plasmons der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 223 (1940). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Z. Vererbungslehre **78**, 295 (1940). — Michaelis, P. u. M. v. Dellingshausen: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. IV. Weitere Untersuchungen über die genischen Grundlagen der extrem stark gestörten Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **80**, 373 (1942). — Michaelis, P.: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. Z. Vererbungslehre **80**, 429 (1942). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. VI. In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt? Z. Vererbungslehre **80**, 454 (1942). — Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmonunterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasmaproblem. Biol. Zbl. **62**, 170 (1942a). — Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. I. Über die Bastarde verschiedener Sippen der Arten *Epilobium hirsutum* mit *Epilobium parviflorum*, bzw. *Epilobium montanum*. Flora (Jena) **37**, 1 (1943). — Michaelis, P. u. D. Bakker: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde. VIII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon mehrererer *Epilobium hirsutum*-Sippen, die bei reziproker Kreuzung Unterschiede der Pollenfertilität zeigen. Z. Vererbungslehre **82**, 384 (1948). — Über die Konstanz des Cytoplasmons. Planta (Berl.) 1948a. — Über Abänderungen des Plasmons. Abgeschlossen 1945b. — Über das genetische System der Zelle. Naturwiss. **34**, 18 (1947). — Ross, H.: Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. I. Die Aktivität der Peroxydase in reziproken *Epilobium*-Bastarden mit der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **79**, 503 (1941). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. IV. Über die verschiedene Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängen-abhängigen und anderen Wuchsformen und die modifikativen Enthemmungen. Z. Vererbungslehre **82**, 98 (1948). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. V. Über die jährlichen Variationen der Peroxydaseaktivität in reziproken *Epilobium*-Bastarden mit der *hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **82**, 187 (1948).

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin-Baur-Institut, Voldagsen.

ÜBER REZIPROK VERSCHIEDENE SIPPENBASTARDE BEI EPILOBIUM HIRSUTUM.

VIII. VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS PLASMON MEHRERER EPILOBIUM HIRSUTUM-SIPPEN, DIE BEI REZIPROKER KREUZUNG UNTERSCHIEDE DER POLLENFERTILITÄT ZEIGEN.

Von

P. Michaelis und D. Bakker.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. August 1947.)

(Abgeschlossen und in einigen Exemplaren verteilt: Januar 1945.)

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 384
II. Methode und Material 386
a) Prinzipielle Bemerkungen zur Methode der Plasmauntersuchungen 386
b) Material 388
III. Die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Xanthi 388
a) Die Entwicklungstendenz des Plasmas 388
b) Die Auslösung der plasmatischen Entwicklungstendenz 393
c) Über die Konstanz des Plasmons 400
IV. Die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Attika 402
V. Die Kreuzungen mit einigen weiteren *hirsutum*-Sippen 407
a) Kreuzungen mit *hirsutum* Kew *albiflorum* und Erlangen 407
b) Kreuzungen mit *hirsutum* Insel *candidum* 408
c) Kreuzungen mit *hirsutum* München 411
Zusammenfassung und Schluß 412
Literatur 414

I. Einleitung.

Bei der Herstellung der verschiedensten Art- und Sippenbastarde in der Gattung *Epilobium* fällt auf, daß die Reziprokenunterschiede sich im wesentlichen in zwei große Gruppen einteilen lassen: in Unterschiede der Pollenfertilität und in Unterschiede, die die vegetative Phase der Pflanze betreffen. Typisch für die vegetativen Unterschiede der reziproken *hirsutum*-Sippen-Kreuzungen sind alle Bastarde mit dem Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena. Sie wurden in mehreren Veröffentlichungen einer ausführlichen Analyse unterzogen (Michaelis I—VI, 1940—1942). Es zeigte sich, daß allen Bastarden mit *hirsutum* Jena-Plasmon eine kennzeichnende Entwicklungstendenz, d. h. eine Tendenz zu ganz bestimmten Wuchsstörungen eigen ist, die mit diesem Plasmon vererbt wird. Nach entwicklungsphysiologischen Untersuchungen von Ross (I—V, 1941—1948) beruht diese Entwicklungstendenz im wesentlichen auf mehr oder weniger großen Veränderungen des Redoxpotentiales, das seinerseits z. B. auf dem Wege über den Kohlenhydrathaushalt und den Wuchstoff-Stoffwechsel zu einer ganz bestimmten Gestaltung der Pflanzen führt. Ross stellte die Hypothese auf, daß diese Tendenz auf einem anomalen Bau der Zytoplasmakolloide beruhe.

Die diesen Bastarden eigene Entwicklungstendenz wird ausgelöst durch das Genom. Es vermögen zahlreiche Gene, in einzelnen Fällen vielleicht sogar alle Gene ± unabhängig von ihrer sonstigen Wirkung diese Entwicklungstendenz in positiver oder negativer Richtung zu fördern oder zu schwächen, nicht aber abzuändern. Nach der Intensität dieser auslösenden Genwirkung läßt sich eine Reihe (Michaelis 1940 I) aufstellen, die von normalen Pflanzen über heterotische zu ± stark gestörten, im Extrem zu schon als Embryonen absterbenden Pflanzen führt. Diese Entwicklungsreihe ist gekennzeichnet in ihren entwicklungsgestörten Gliedern durch eine Störung besonders der vegetativen Phase, durch verschiedene Blattfleckungen und Blattwellungen, durch Stauchungen der Sproßsysteme und schließlich durch Reduktion der Blätter, Sprosse und Blüten unter starken anatomischen Störungen. Die Fertilität der Pflanzen wird in dieser Reihe erst sehr spät bei relativ starken Störungen beeinflußt.

Bei der Untersuchung eines größeren *Epilobium hirsutum*-Sortimentes wurden nun noch einige weitere *hirsutum*-Sippen aufgefunden, die bei reziproken Kreuzungen mit geeigneten Genomen ganz ähnliche Entwicklungsstörungen zeigten wie die *hirsutum*-Sippe Jena. Die genaueren, vergleichenden Untersuchungen zeigten, daß trotz ähnlicher Wirkungen sich alle Plasmone dieser Sippen sowohl untereinander, sowie von dem Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena doch deutlich unterscheiden lassen. Es ließ sich wahrscheinlich machen, daß die alle Bastarde der *hirsutum*-Sippe Jena kennzeichnende Entwicklungstendenz nicht, wie anfangs vermutet wurde, ein spezifisches Kennzeichen des *hirsutum*-Jena-Plasmons ist, sondern daß sie wesentlich durch die Eigenart des genetischen Gesamtsystems bestimmt wird (Michaelis VII, 1948).

Unter diesen Umständen war es von besonderem Interesse, nun auch solche Plasmone vergleichend zu untersuchen, für deren Wirkung bei reziproken Kreuzungen Unterschiede der Pollenfertilität typisch sind. Es war zu untersuchen, ob einerseits die für das *hirsutum*-Jena-Plasma gefundenen Gesetzmäßigkeiten auch dort Gültigkeit haben, und ob andererseits den 2 Gruppen von Reziprokenunterschieden auch 2 Gruppen prinzipiell verschiedener Plasmone zugrunde liegen. Erst das Auffinden von Unterschieden, die nicht nur für das genetische Gesamtsystem, sondern für die einzelnen Plasmone spezifisch sind, läßt erhoffen, tiefer in die Plasmonwirkungen und ihre Ursachen einzudringen.

Unter den zahlreichen Kreuzungen von *Epilobium hirsutum* Jena mit den verschiedensten übrigen *hirsutum*-Sippen waren unter anderen die Bastarde mit den beiden griechischen Sippen Xanthi und Attika aufgefallen. Sie gehörten zu dem Kreis von Kreuzungen, die im Jena-Plasma keinerlei Störungen, weder in der vegetativen Phase noch in der Blütenregion zeigten. Während solche normalen Bastarde in der Regel reziprok gleichen Kreuzungen angehören, traten nun hier Reziprokenunterschiede dadurch auf, daß der Bastard z. B. Xanthi ♀ × Jena ♂ völlig pollensteril war und verkleinerte Blüten besaß. Daraus war zu schließen, daß das Plasmon dieser Sippe Xanthi sich wesentlich von dem der Sippe Jena unterscheiden muß. Es war anzunehmen, daß die Sippen Xanthi und Attika besonders typische Repräsentanten der Sippen seien, die bei Kreuzungen Reziprokenunterschiede der Pollenfertilität ergeben.

In folgender Veröffentlichung sollen die Kreuzungen mit diesen griechischen Sippen geschildert werden. Anhangsweise seien einige weitere Beobachtungen an Kreuzungen mit weiteren ähnlichen Sippen angeführt. Um unnötige Wiederholungen zu den Untersuchungen an der *hirsutum*-Sippe Jena zu vermeiden, seien unter Hinweis auf diese Versuche analoge Ergebnisse nur kurz angeführt.

II. Methode und Material.

a) Prinzipielle Bemerkungen zur Methode der Plasmonuntersuchungen.

Einer genauen vergleichenden Untersuchung der von zwei unterschiedlichen Plasmonen induzierten Entwicklungstendenzen stellen sich große Schwierigkeiten in den Weg, die bisher nicht richtig eingeschätzt werden konnten. Als Maß für den Plasmonunterschied diente meist der Grad der Reziprokenunterschiede. Nach den bisherigen Untersuchungen ist das aber nur unter Voraussetzungen möglich, die in den meisten Fällen nicht gegeben sind. Auftreten[1] und Größe der Reziprokenunterschiede ist abhängig:

1. Von den Entwicklungstendenzen, die von den *beiden* zu vergleichenden Plasmonen hervorgerufen werden. Reziprokenunterschiede können nicht nur fehlen, wenn beide Plasmone identisch sind, sondern auch dann, wenn sich beide Plasmone zwar unterscheiden, aber den gleichen morphologischen Endeffekt, z. B. Sterilität, wenn auch auf verschiedenem Wege hervorrufen. Die Unterscheidung dieser Plasmone mit analoger Wirkung von homologen Plasmonen wird nur bei der genauen Analyse der Plasmonunterschiede möglich werden. Hier dürfte aber eine Trennung beider Fälle vielfach zu erreichen sein. Es sind zwei Wege gangbar: der eine, die genaue vergleichende, entwicklungsphysiologische Analyse ist vielfach sehr schwierig und zeitraubend. Er dürfte nur zum Ziele führen, wenn die Ähnlichkeit der Plasmone sehr oberflächlich ist. Der zweite Weg ist der wechselseitige Austausch der Genome. Bei natürlichen Sippen sind ja meist Plasmon und Genom harmonisch in feiner Weise aufeinander abgestimmt und zeigen daher geringste Abänderungen der einen Seite durch Entwicklungsstörungen an. Dementsprechend müssen bei reziproker Kreuzung von Pflanzen mit homologen Plasmonen auch die Genome gegeneinander austauschbar sein, ohne daß Entwicklungsstörungen zustande kommen. Es werden reziprok gleiche, *normale* Bastarde entstehen. Plasmone mit nur ähnlicher Wirkung werden sich wenigstens teilweise daran zu erkennen geben, daß die Genome, die auf die einzelnen Plasmone eingestellt sind, nicht austauschbar sind, ohne Entwicklungsstörungen hervorzurufen. Vielfach werden schon die reziproken F_1-Bastarde zwar $\pm$ reziprok gleich, aber *entwicklungsgestört* sein. Solche Fälle werden aber nur ausnahmsweise (s. experimenteller Teil) von Störungen zu unterscheiden sein, die genisch bedingt sind. Erst nach einem einwandfreien, vollständigen Genomaustausch auf dem Wege der Rückkreuzung werden Entwicklungsstörungen mit Sicherheit anzeigen, ob das Genom wohl auf das sippen-eigene, nicht aber auf das scheinbar ähnliche fremde Plasmon eingestellt ist. Genügen die Differenzen zwischen Plasmon und fremdem Genom noch nicht zur Auslösung von Entwicklungsstörungen, so können sie durch Kreuzungen mit besonders stark auslösenden Genomen verstärkt werden, bzw. es ist ein solches Genom direkt in die beiden zu vergleichenden, ähnlichen Plasmen einzulagern.

2. Weiterhin ist Auftreten und Grad der Reziprokenunterschiede von den Genomen abhängig, die von beiden Eltern in die Kreuzung eingeführt werden. Je nach Quantität und Qualität der Gene kann in ein und demselben Plasma der Reziprokenunterschied von 0 bis ∞ variieren. Es ist also schon das Auffinden plasmatischer Unterschiede an die Verwendung geeigneter Genome gebunden. Zu einer allgemein richtigen Kennzeichnung eines bestimmten Plasmons ist es aber notwendig, die Wirkung von Genom und Plasmon völlig zu trennen. Der sicherste und kürzeste Weg zur Kennzeichnung eines Plasmons scheint der folgende zu sein:

[1] Daß Unterschiede bei reziproken Kreuzungen nur dort erwartet werden können, wo das Plasma ausschließlich von der Mutter geliefert wird, nicht bei Iso- oder Heterogamie, ist an anderer Stelle betont worden (Michaelis 1944).

α) Um die Wirkung des mütterlichen Erbgutes von der des väterlichen Genoms abzutrennen, wird die Sippe mit dem zu untersuchenden Plasmon mit einem umfangreichen Sortiment genisch möglichst verschiedener Sippen gekreuzt. Die allen Kreuzungen gemeinsamen Kennzeichen hängen um so weniger mit dem väterlichen Genom zusammen, je erschöpfender die verschiedenen möglichen Genkombinationen untersucht wurden. Wenn die Reziprokenunterschiede aller Kreuzungen durch dieselbe Richtung der Entwicklungsstörungen im Plasma der Mutter entstehen, so gibt es folgende 3 Möglichkeiten: Entweder muß diese Richtung dem mütterlichen Genom oder dem Plasmon der Mutter zugeordnet sein, oder sie muß ein Ausdruck des genetischen Gesamtsystems sein.

β) Die Entscheidung zwischen den ersten beiden Möglichkeiten liefert die Rückkreuzung mit dem Vater, d. h. die Eliminierung des mütterlichen Genoms. Ob der Störungsgrad der Pflanzen im Laufe der Rückkreuzung gleichbleibt, ab- oder zunimmt, hängt von dem Wirkungsgrad der beteiligten Genome ab und ist für die Kennzeichnung des Plasmons nebensächlich. Die Auswahl der geeignetsten Rückkreuzungslinien kann an Hand der unter α) besprochenen F_1-Kreuzungen erfolgen. Bleibt auch bei der Rückkreuzung die Störungsrichtung erhalten, so wird damit festgelegt, daß sie in irgendeiner Weise an das Plasmon gebunden ist und durch dieses vererbt wird. Ob die Art der Entwicklungsrichtung für das Plasmon *spezifisch* ist, läßt sich aber noch nicht sicher entscheiden.

Die unter α) und β) geschilderten Kreuzungen geben außerdem nicht nur Aufschluß über die Entwicklungstendenz, die das Plasmon induziert, sie lassen gleichzeitig erkennen, in welchem Maße auch die beteiligten Genome an der Auslösung dieser Tendenz beteiligt sind.

γ) Die Entscheidung, ob eine bestimmte Entwicklungstendenz nur der Ausdruck einer spezifischen Struktur der verglichenen Erbsysteme ist oder aber zur Kennzeichnung von Plasmonunterschieden verwendet werden kann, läßt sich höchstens durch den Vergleich zahlreicher Plasmone erreichen. Ist die Entwicklungstendenz an das Gesamtsystem gebunden, so ist zu erwarten, daß bei der Kreuzung zum mindesten kleinster systematischer Einheiten immer wieder gleiche Reziprokenunterschiede auftreten. Diese Gleichheit kann nur dann auf einer ± großen Ähnlichkeit der Plasmone beruhen, wenn bei reziproker Kreuzung der die zu vergleichenden Plasmone enthaltenden Sippen keinerlei Unterschiede entstehen, weder bei direkter F_1-Kreuzung noch bei sekundärer Einlagerung stärker störender Genome. Entstehen bei solchen Kreuzungen Reziprokenunterschiede, so müssen die Plasmone verschieden sein und die ähnlichen Wirkungen entweder auf gewissen Homologien der Plasmone oder wahrscheinlicher auf ein den Plasmonen übergeordnetes, gemeinsames System zurückzuführen sein. Leider haftet dieser vergleichenden Methode der Nachteil an, daß sie nur eine relative Bewertung erlaubt. Hieraus ergibt sich, welch große Schwierigkeiten entstehen, wenn prinzipielle Unterschiede zwischen einzelnen Plasmonen eindeutig festgelegt werden sollen.

Wenn nun hier und in früheren Untersuchungen bewußt Entwicklungsstörungen hervorgerufen und untersucht werden, so darf das nicht zu dem Eindruck führen, als wären sämtliche Plasmonunterschiede nur der Anlaß zu bedeutungslosen pathologischen Abänderungen. Es wurde mehrfach schon darauf hingewiesen, daß die in einem bestimmten Plasmon beobachteten Entwicklungsreihen nur in ihren Endgliedern Störungsreihen sind, in ihren Anfangsgliedern aber z. B. zu Heterosis führen können. Wir müssen stets im Auge behalten, daß die Zelle in genetischer und entwicklungsphysiologischer Beziehung ein kompliziertes System darstellt, wo jede stärkere Abänderung der fein aufeinander abgestimmten Systemglieder zu Entwicklungsstörungen führen muß. Es wäre ein logischer Fehler, diese Eigenschaft des Systemganzen einem der Systemglieder zuschreiben zu wollen. Wenn in einem solchen System nach Abänderung oder nach Austausch eines Systemgliedes spezifische Wirkungen fehlen, so braucht dies nicht das Zeichen zu sein, daß diesem Systemglied eine spezifische Struktur und Funktion fehlt. Die Spezifität wird vielfach vom Zeitpunkt abhängen, in dem die einzelnen Komponenten des Systems zur Wirkung gelangen. Es werden einerseits die primären Glieder der Reaktionsketten in den embryonalen Zellen, nicht die Erbträger, die sie veranlassen, weniger differenziert sein, und es wird sich eine Differenzierung erst im Laufe der Reaktionsfolgen einstellen. Andererseits wird eine Veränderung der Primärreaktionen das Funktionieren des ganzen Systems in Frage stellen und eine Abänderung erst in den letzten Gliedern der Reaktionsketten ohne Störungen ertragen werden. Man wird zwischen den wichtigen, wenn auch

häufig unspezifischen system-erhaltenden, und den weniger wichtigen, aber mehr in die Augen springenden system-modifizierenden Wirkungen von Genom und Plasmon unterscheiden müssen. Gerade die Tatsache, daß die Einkreuzung unterschiedlicher Plasmone meist das Funktionieren des gesamten Systems erschwert, zeigt die grundlegende Bedeutung des Plasmons für dieses System auf. Es besteht also keineswegs der Anlaß, die gestörten Glieder der plasmatischen Entwicklungsreihen von der Untersuchung auszuschließen und sich mit den methodisch so schwierig zu untersuchenden quantitativen Anfangsgliedern der Entwicklungsreihen zu beschäftigen. Wenn also bei der Untersuchung von Plasmonunterschieden im wesentlichen Störungs- und Hemmungserscheinungen analysiert werden, so hat dies außer den system-bedingten Gründen nur methodische Ursachen. Es ist wesentlich leichter, aus der Art einer leicht faßbaren Entwicklungsstörung auf die Spezifität des abgeänderten Systemgliedes zu schließen, als mit geringen quantitativen Unterschieden zu arbeiten, zu deren Erfassung allein umfangreiche Messungsserien und Berechnungen nötig sind.

b) Material.

Die auf ihr Plasmon zu untersuchende *hirsutum*-Sippe Xanthi stammt von Samen, die H. G. Tedd[1] 1937 ungefähr 5 km südlich von Xanthi (Nordgriechenland, südlich des Rodopegebirges) auf feuchter Wiese mit Gebüschen sammelte. Die Sippe fällt unter den übrigen *Hirsuta* des Sortimentes durch den locker sparrigen Wuchs (Seitenzweige fast in rechtem Winkel abstehend, sehr brüchig), durch die weißfilzige Behaarung, durch die sehr großen, hell-blauroten Blüten (nach Ostwald: 10 ia-la), durch die bei kalter Witterung etwas herabgesetzte Pollenfertilität und durch die hohe Mehltauanfälligkeit auf.

Die Sippe Attika ist ihr außerordentlich ähnlich. Ich erhielt sie 1939 durch Vermittlung von Prof. Diels[1] aus dem Botanischen Garten Athen. Standort: Tatoi, Attika. Weitere Angaben sind aus Tabelle 1 zu entnehmen.

In bezug auf die Methodik sei auf S. 390 und die früheren Veröffentlichungen verwiesen.

III. Die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Xanthi.

a) Die Entwicklungstendenz des Plasmas.

Die reziproken F_1-Kreuzungen der *hirsutum*-Sippe Xanthi mit 45 anderen *hirsutum*-Sippen ergeben ein sehr eindeutiges, von den Kreuzungen mit Jena-Plasma grundsätzlich verschiedenes Ergebnis: In der vegetativen Phase fehlen Reziprokenunterschiede fast völlig. Vor allen Dingen fehlen sämtliche Entwicklungsstörungen, die für das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena so kennzeichnend sind, wie Fleckungen, Wellungen und Reduktionen der Blätter, sowie Stauchungen und andere Störungen der Achsensysteme.

Es sind nur folgende geringe Reziprokenunterschiede in diesem Zusammenhang zu erwähnen. In einigen Kreuzungen wurden geringe Unterschiede in der Anfälligkeit gegen Mehltau beobachtet, wie sie auch in anderen Versuchen festgestellt wurden (Michaelis 1935, 1948 VII). Weiterhin sind die Pflanzen der Kreuzungen mit *hirsutum* Caen, Coimbra und Lissabon im Xanthi-Plasma etwas dunkler grün als reziprok. Auch kommen ganz geringe Unterschiede in der Wuchshöhe vor. Diese Unterschiede in der Wuchshöhe haben jedoch nichts mit den Stauchungen des Jena-Plasmons zu tun, sondern sind korrelativ mit der Pollenfertilität verbunden. Die pollensterilen Kreuzungen zeigen auch im Freiland keinen oder nur einen sehr verringerten Samenansatz, was im Gegensatz zu den ansetzenden Kreuzungen ein längeres und stärkeres Wachstum der Blütenstandsachsen erlaubt. Dieser Beziehung entsprechend entstehen auch die Wuchsunterschiede erst gegen Ende der Blütezeit, wenn zahlreiche

[1] Allen denen, die die Untersuchung durch Beschaffung von *Epilobium hirsutum*-Sippen unterstützten, sei auch an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.

Früchte gebildet werden. Schließlich wurde bei der Kreuzung Xanthi mit der nordafrikanischen Sippe Tlemcen bei gleicher Wuchshöhe ein kleiner Unterschied in der Zahl der Internodien beobachtet, die bis zur ersten Blüte gebildet werden. In Tabelle 2 sind die größten dieser Reziprokenunterschiede zur Darstellung gebracht. Die Zahlen zeigen, daß die Unterschiede recht gering sind. Die Pflanzen sehen daher auch in diesen Fällen so gut wie reziprok gleich aus.

Tabelle 1a.

a Sippenbezeichnung	b Herkunft[1]	c Fertilitätsklasse der Kreuzung: der Xanthi Sippen-	der Attika-Sippen-
Cernauti	Nord-Rumänien	2 + 3	2
Gießen orange	Bot. Garten	3	—
Jassy	Rumänien	2	—
Kew London	Bot. Garten	2	—
Kölleda Graben	Thüringen	2	Tab. 9
Laibach	Kroatien	0	—
Rezajé	Westiran bei Täbris	1	—
Seelow	Mark Brandenburg	3	—
Sèvre Niortaise	Südwestfrankreich	—	4
Wien	Österreich	Tab. 3	5

Deutliche und große Reziprokenunterschiede finden sich nur in der Blütenregion. Sie nehmen ihren Ausgang von einer Störung der Pollenfertilität und greifen von hier auf korrelativem Wege je nach Intensität und Zeitpunkt der Entwicklungsstörungen auf die Staubblätter und Kronblätter über.

Ein Teil der Messungen und Beobachtungen ist in Tabelle 1 und 3 dargestellt.

Tabelle 1b.

a Sippenbezeichnung	b Herkunft[1]	c Fertilitätsklasse im Xanthi-Plasma	im Attika-Plasma
Andritz . . .	Bachrand zwischen Gärten nördl. Graz (Steiermark)	1	—
Bern	Botanischer Garten Bern (Schweiz)	2	—
Bomy	Dorfbach bei Aire, südl. St. Omér (Nordfrankreich)	4	—
Brück	feuchter Graben mit Weiden südl. Potsdam (Mark Br.)	3	—
Diebsgraben .	Graben zwischen Weiden und Schilf, Müncheberg/Mark	2	—
Dorpat . . .	Graben bei Mütta bei Dorpat (Estland)	3	—
Falkenhagen .	Teichufer zwischen Schilf und Erlen (Mark Br.)	3—4	—
Hohenheim .	Botanischer Garten, Landw. Hochsch. (Württemberg)	3	3
Hohe Tatra .	Alte Torfstiche bei Rokusz, 653 m, Zips (Slowakei)	4	—
Keredy . . .	Kanalufer westl. Teheran, 1400 m (Iran)	2+3	0+2
Lötzen . . .	Seeufer bei Lötzen (Ostpreußen)	4	—
Lyckfluss . .	Zwischen Weiden am Lyckufer südl. Lyck (Ostpreußen)	2	—
Marienburg .	Nogatsümpfe bei Wengern (Ostpreußen)	4	2
Moskau . . .	Botanischer Garten Moskau (Rußland)	3	—
Pödelsdorf I .	Auf Ob. Lias bei Pödelsdorf (Oberfranken)	3—4	—
Raxbahn . .	Mauer eines Wehrs am Fuße der Rax (Nieder-Österreich)	3	—
Triest	Botanischer Garten Triest (Norditalien)	5	—
Windsheim .	Aisch-Ufer bei Windsheim nördl. Ansbach (Mittelfranken)	1+2	2
Uppsala . . .	Botanischer Garten Uppsala (Schweden)	1—2	2

[1] Allen denen, die die Untersuchung durch Beschaffung von *Epilobium hirsutum*-Sippen unterstützten, sei auch an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.

Im Freiland wurde der Störungsgrad der Pflanzen an der Größe der längsten Staubblätter und der Größe der Kronblätter gemessen. Soweit die Messungen von reziproken Kreuzungen stammen, sind sie in Tabelle 3 wiedergegeben.

Außerdem wurde der Ausbildungsgrad der Antheren nach folgenden Klassen bewertet:

0 = normale Antheren, gelb, prall gefüllt, sich gut öffnend (vgl. Abb. 1, untere Reihe).

1 = ± normale Antheren, gelb etwas dünner, sich schlechter (verspätet) oder nicht öffnend (vgl. Abb. 1A, obere Reihe).

2 = Antheren dünn, gelblich, geschlossen bleibend oder höchstens einzelne Pollenkörner entleerend. Schließlich meist vertrocknend (vgl. Abb. 1 B, obere Reihe).

3 = Antheren flach, grün, Filamente relativ lang (vgl. Abb. 1 C oben).

4 = Antheren flach, grün, Filamente kurz.

5 = Antheren flach, sehr kleine, kurze Schüppchen, anfangs noch grün, sich bald bräunend und vertrocknend (vgl. Abb. 1 D oben).

Tabelle 2.

Xanthi × Sippen-Kreuzung	Jahr	Höhenmessungen		
		Sippen-Plasma in cm	Xanthi-Plasma[1] in % vom Sippen-Plasma	D/m_d
Saaleufer	1944	73,75	86,1	3,6
Jena	1939	58,62	98,1	0,6
	1940	103,10	105,2	2,2
cruciatum	1940	67,17	108,4	3,1
Kew *albiflorum*	1941	97,71	103,8	1,4
Klausenburg	1944	66,11	120,2	4,7
		Internodienzahl		
Tlemcen	1943	14,55	109,6	3,0

Die Klassifizierung ist in Tabelle 3 und für die nicht reziproken Kreuzungen in Tabelle 1a und b wiedergegeben.

Außerdem wurde an den meisten Bastarden zwecks genauerer Untersuchung des Pollenbildes Knospen in 70% Alkohol fixiert. An ihnen wurde untersucht:

[1] Es werden hier und in anderen Tabellen nicht die Messungen der reziproken Kreuzung angegeben, sondern zur besseren Vergleichbarkeit sofort in Prozentwerte umgerechnet. Der Wert 86,1 bedeutet z. B., daß die Kreuzung Xanthi ♀ × Saaleufer ♂ nur eine mittlere Höhe erreicht, die 86,1 % der Höhe der Kreuzung Saaleufer ♀ × Xanthi ♂ (73,75 cm) beträgt, also nur eine Höhe von 63,5 cm.

Ta-

hirsutum-Xanthi-Sippen-Kreuzung	Jahr	Antherenbild		Staubblattlänge (längste)		
		Sippen-Plasma	Xanthi-Plasma	Sippen-Plasma in mm	Xanthi-Plasma in % von reziprok	D/m_d
Saaleufer	1943	0	0+4	7,45	102,6	2,4
Florenz-Mugnone	1943	0	3	6,00	101,5	0,1
Klausenburg	1943	0	1	7,67	89,7	4,8
Afghanistan	1943	0	2	7,03	84,2	6,9
Stuttgart	1943	0	2	8,53	80,4	30,1
cruciatum	1940	0	3	9,03	79,4	4,7
Insel *candidum*	1939	0	4	—	—	—
Kaschmir	1943	0	4	7,35	69,2	12,2
Wien	1943	0	4	8,71	63,3	35,4
Coimbra	1943	0	5	7,87	46,8	24,6
Jena	1939	0	5	9,68	46,0	23,5
Caen	1943	0	5	7,04	43,7	17,2
Lissabon	1943	0	5	7,89	37,2	22,3
Tlemcen	1943	0	5	7,80	39,4	33,4
Erlangen	1943	2	4—5	6,48	84,1	17,8
Kew *albiflorum*	1943	1	5	6,67	87,4	4,4
München	1943	1	5	6,48	59,0	17,0

a) Der Prozentsatz an lebenden, mit Stärke gefüllten Pollenkörnern (fertil) und b) die Ausbildung von Pollen und Antherenwand unter Verwendung der in Tabelle 4 dargestellten Klassen. In Tabelle 3 ist meist an Stelle der Klasse 0 wie in den früheren Veröffentlichungen der Fertilitätsgrad in % von lebenden Pollenkörnern angegeben. Bei starken Schwankungen in der Ausbildung des Pollens je Knospe, Pflanze oder Kreuzung wurde z. B. zuerst der mittlere Ausbildungsgrad des Pollens je Knospe bestimmt und aus diesen Werten der Mittelwert für die Häufigkeit lebenden Pollens, bzw. der Pollenausbildung errechnet.

D C B A

Abb. 1. Blüten reziproker Kreuzungen der *hirsutum*-Sippe Attika mit A Klausenburg, B Kaschmir, C Kew *albiflorum*, D München. Obere Reihe: Attika-Plasma, untere Reihe: Sippen-Plasma. Phot. 1943. 254.

belle 3.

Pollenfertilität in % lebender Körner, bzw. Klassen		Kronblattlänge			Kronblattbreite		
Sippen-Plasma	Xanthi-Plasma	Sippen-Plasma in mm	Xanthi-Plasma in % von reziprok	D/m_d	Sippen-Plasma in mm	Xanthi-Plasma in % von reziprok	D/m_d
92,0	98,0+III	18,73	102,5	1,2	15,76	110,3	4,7
0	I	15,67	96,3	2,0	18,33	75,2	10,6
94,4±1,4	I	18,48	97,6	4,0	17,54	92,4	4,2
85,8±2,1	IV	15,63	94,4	3,0	15,56	94,2	3,4
0	II	21,33	91,6	12,2	20,67	95,0	2,9
—	—	15,66	89,8	6,0	12,21	92,5	3,5
97,8±4,6	IV	16,88	82,0	8,9	—	—	—
97,9±2,7	—	16,24	80,7	13,0	16,84	79,3	13,1
0	IV	18,83	82,7	12,9	18,39	85,0	8,3
97,5±3,0	IV	17,95	63,9	15,5	16,14	65,8	15,5
98,2±4,2	IV	16,03	68,9	10,9	13,75	71,1	9,5
89,5±5,9	IV	14,65	70,8	8,4	13,90	75,2	6,1
98,1±2,6	IV	17,84	72,5	11,2	17,00	74,9	9,7
98,1±2,7	IV	16,42	67,0	19,6	15,00	70,7	15,9
I	II	17,16	93,9	4,8	16,08	90,7	6,9
2,8±2,8	I	17,83	88,0	4,8	15,89	85,1	5,6
		15,45	87,5	4,2	15,42	84,1	5,7

Eine Überprüfung der in den Tabellen niedergelegten Beobachtungen zeigt, daß der Grad der Reziprokenunterschiede von Kreuzung zu Kreuzung starken Schwankungen unterworfen ist. Die Kreuzungen, die das Plasma der verschiedenen *hirsutum*-Sippen enthalten, besitzen in den meisten Fällen eine normale, hohe Pollenfertilität. Die Ausnahmen werden noch zu besprechen sein. Im Xanthi-Plasma bildet die vollfertile Kreuzung Xanthi × Laibach das eine Extrem (Tabelle 1a). Auf der anderen Seite stehen zahlreiche Sippenkreuzungen mit extremer Pollensterilität. Die Meiosis verläuft in allen Fällen (exklusiv der *hirsutum*-München-Kreuzung vgl. S. 411) noch völlig normal. Mit der Ausbildung der Tetrade, d. h. mit der Verquellung der Wand der Pollenmutterzelle und der Abrundung der einzelnen Tetradenzellen kann eine rasche Degeneration einsetzen, vielfach bevor die einzelnen Pollenzellen ihre typisch strukturierte Wand, Keimporen und Viscinfäden ausgebildet haben. Bei einer Degeneration in diesen frühen Entwicklungsstadien unterbleibt weitgehend eine weitere Differenzierung auch der Anthere. Die Ausbildung der Faserschicht und das Wachstum der Staubfäden wird unterbrochen. Die Staubfadenlänge kann auf rund 40% der der reziproken Kreuzung sinken und die Antheren können schließlich als nektarien-ähnliche, grüne Schüppchen von 1—3 mm Länge vertrocknen. Die Entwicklungshemmung greift zuletzt auch auf die Kronblätter über und kann sie bis auf etwa 60% der reziproken Kreuzung reduzieren.

Zwischen diese beiden Extreme lassen sich sämtliche Kreuzungen mit dem Plasma der Sippe Xanthi zu einer völlig fließenden, homogenen Reihe einordnen. Die in Tabelle 4 dargestellten Klassen unterteilen ± schematisch diese gleitende Reihe. Sie lassen einerseits den Zeitpunkt erkennen, zu dem bei den einzelnen Bastarden die Störungen einsetzen, bzw. wann die Störung so stark wird, daß die Entwicklung unterbrochen wird. Andererseits läßt sie auch die ungefähre Reihenfolge der verschiedenen Differenzierungen während der Pollenentwicklung erkennen.

Besonders hingewiesen sei noch auf die Kreuzung Xanthi × Saaleufer. Infolge Heterozygotie der Sippe Saaleufer zeigen die einzelnen Pflanzen verschiedene Fertilitätsgrade zwischen vollfertil und der Sterilitätsklasse III. Werden die sterilen Pflanzen ohne Berücksichtigung der Pollenausbildung mit 0% in die Rechnung eingesetzt, so wird sich ein Mittelwert von 53% lebender Pollenkörner für die gesamte Kreuzung errechnen lassen, also eine geringe Senkung der Fertilität feststellen lassen. Während nun bei allen stärkeren Fertilitätsstörungen eine Verringerung der Petalengröße eintritt, läßt sich hier eine eindeutige Förderung zum mindesten der Kronblattbreite feststellen. Man könnte hierin in Parallele zu den Kreuzungen mit Jena-Plasmon eine heterotische Förderung infolge geringster Entwicklungsabweichungen erblicken.

Dieser kurze Überblick über die Kreuzungen mit Xanthi-Plasma zeigt, daß genau wie bei den Untersuchungen am *hirsutum*-Jena-Plasmon auch für das Xanthi-Plasma nicht ein bestimmter Reziprokenunterschied kennzeichnend ist, sondern eine bestimmte Reaktionsnorm, eine charakteristische Entwicklungstendenz. Ein Vergleich der Entwicklungstendenzen der Pflanzen mit *hirsutum*-

Tabelle 4.

Sterilitätsklassen					
lasse	Inhalt der Pollenkörner	Differenzierung der Pollenwand	Ausbildung der Keimporen	Ausbildung der Viscinfäden	Ausbildung der Antherenwand (Faserschicht)
fert	normal, prall mit Stärke gefüllt Abb. 2	deutlich in Exine und Intine differenziert, erstere mit Stäbchenschicht Abb. 2	normal mit vorgewölbter Intine Abb. 2	lang, auf dicken Knoten aufsitzend	Zellen mit Faserverdickungen, ohne Inhalt
ster	ohne Stärke leicht schrumpfend, nicht keimfähig Abb. 2	desgl.	normal, Intine meist nicht vorgewölbt Abb. 2	desgl.	desgl.
I	tot, höchstens mit Plasmaresten	desgl.	Keimporen eingefallen	desgl.	Verdickungen schwächer
II	desgl. Abb. 2	Stäbchenschicht undeutlich, bis fehlend Abb. 2	desgl.	Viscinfäden meist kürzer	Verdickungen schwach bis sehr schwach. Zellen mit reichlichem Plasma
III	desgl.	Wanddifferenzierung undeutlich	Keimporen kurz	Viscinfäden meist sehr kurz, oft nur basaler Knoten	Verdickungen fehlen
IV	desgl.	desgl.	Keimporen kaum kenntlich	in der Regel fehlen Viscinfäden	desgl.
V	Pollen zerdrückt, desorganisiert Abb. 2	Wand verquollen, undeutlich Abb. 2	Keimporen fehlen Abb. 2	desgl.	desgl.
VI	Nur desorganisierte Pollenmutterzellen ohne sichtbare Teilung in einzelne Pollenkörner	desgl.	—	—	desgl.

Jena- und *hirsutum*-Xanthi-Plasma erweckt nun den Eindruck, als würden sich beide Plasmone in spezifischer Weise unterscheiden: Starke vegetative Entwicklungsstörungen vor allen Dingen des Diplonten auf der Seite des Jena-Plasmas, so gut wie ausschließlich Störungen der Pollenfertilität, also des Haplonten beim Xanthi-Plasma.

b) Die Auslösung der plasmatischen Entwicklungstendenz.

Durch die Untersuchungen an dem Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena ließ sich feststellen, daß zwar das Plasmon den Anlaß zu einer bestimmten plasmatischen Entwicklungstendenz gibt, daß aber die sichtbaren Eigenschaften der Pflanzen die Produkte der Wechselwirkung zwischen Plasmon und Genom sind. Die plasmatische Entwicklungstendenz wird durch die Gene ausgelöst und in ihrem quantitativen Manifestationsgrade festgelegt. Dabei sind nicht einzelne wenige, sondern zahlreiche Gene beteiligt.

Für das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Xanthi scheinen ähnliche Gesetzmäßigkeiten Gültigkeit zu haben. Allein die Tatsache, daß bei Kreuzungen in ein und demselben Plasmon sich je nach den verwendeten Sippengenomen eine Reihe von ganz verschieden großen Reziprokenunterschieden feststellen

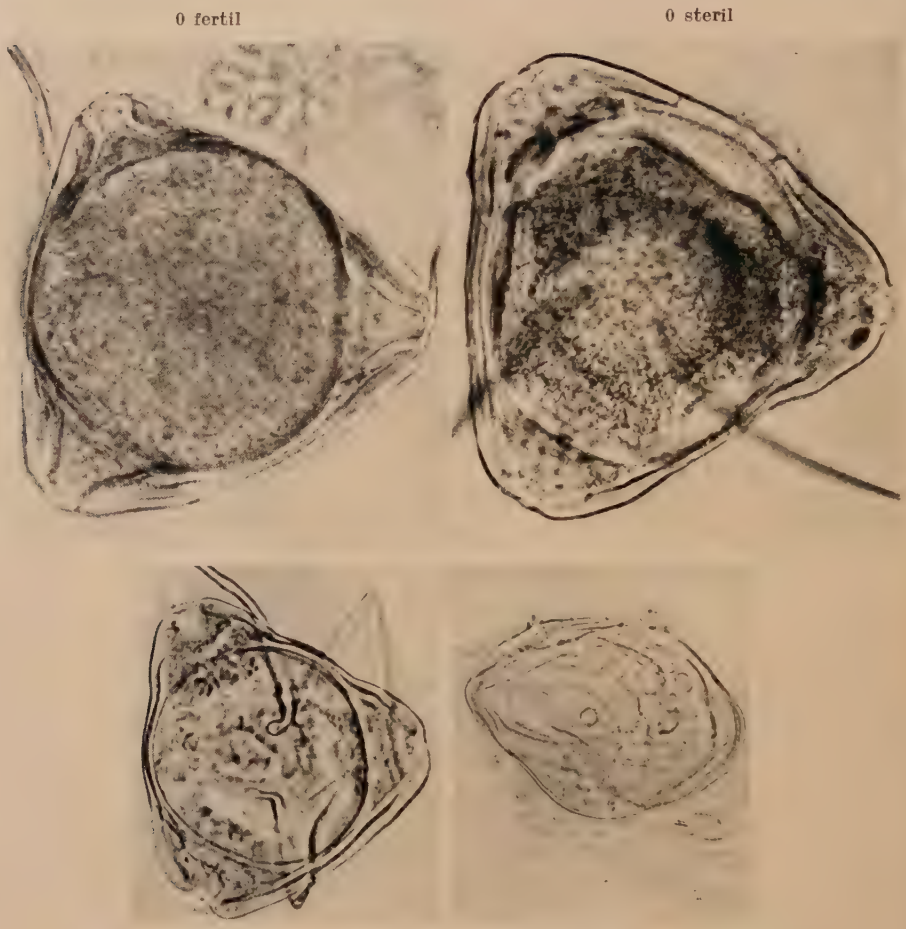


Abb. 2. Verschiedene Klassen der Pollenausbildung (vgl. Tabelle 4). Oben: Klasse 0 fertil (links) und steril (rechts). Unten: Klasse II (links) und Klasse V (rechts) aus F_2-Kreuzungen von (Xanthi × Jena). Phot. 1944. 2, 1943. 315, 1944. 5, 1944. 4.

läßt, zeigt die Bedeutung dieser Genome bei der Auslösung der plasmatischen Entwicklungstendenz auf.

Weitere Rückschlüsse über die Zahl der beteiligten Gene lassen sich aus einigen F_1-Aufspaltungen bei der Verwendung heterozygoter Sippen, vor allen Dingen aber aus den F_2-Kreuzungen entnehmen. Als heterozygot erwiesen sich die *hirsutum*-Sippen Cernauti und Keredj (aufspaltend in Antherenklasse 2 und 3), Windsheim und Saaleufer. Die mikroskopische Untersuchung des Pollenbildes ergab für die Kreuzungen mit den beiden letzten Sippen folgende Zahlen (Tabelle 5).

Die F_2-Aufspaltungen wurden am ausführlichsten an den Kreuzungen des Xanthi × Jena-Bastardes untersucht. Einen Teil der Messungen geben Tabelle 6, sowie Abb. 3 und 4 wieder.

Auch unter diesen F_2-Kreuzungen fehlen Reziprokenunterschiede in der vegetativen Phase vollständig. Weder im Jena-, noch im Xanthi-Plasma treten irgendwelche Entwicklungsstörungen, wie z. B. Blattfleckungen oder Stauchungen auf. Die verschiedenen, in den einzelnen F_2-Kreuzungen entstehenden Kombinationen von Xanthi- und Jena-Genen vermögen also die

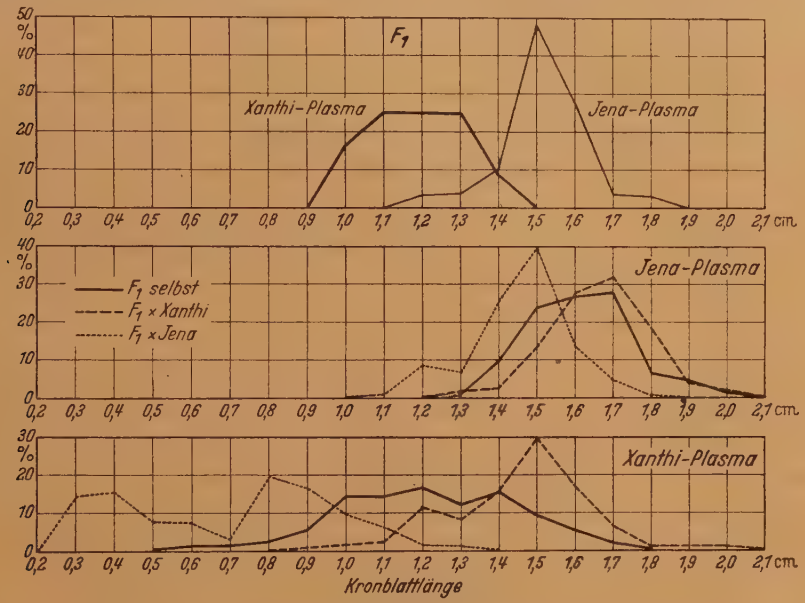


Abb. 3. Kurven der Kronblattgröße der Xanthi ♀ Jena-Kreuzungen.

für das Jena-Plasmon kennzeichnenden Entwicklungsabweichungen nicht auszulösen. Wenn nun aber erhebliche Abänderungen der Pollenfertilität und der Blütengrößen im Xanthi-Plasma auftreten, so ist das ein Zeichen (Gonen- und Zygotenelimination spielt keine Rolle!), daß die auf das Xanthi-Plasmon ansprechenden Gene im allgemeinen nichts mit denen zu tun haben, die auf

Tabelle 5.

hirsutum Xanthi ×	Pollenklassen					
	III	II	I	0		
				1—20%	40—70%	90—100%
Saaleufer	1	6	2	—	5	11
Windsheim . . .	—	2	11	9	4	—

das Jena-Plasmon reagieren, resp. daß die einzelnen Gene auf die beiden Plasmen verschieden reagieren. Die verschiedenen Plasmonunterschiede werden durch jeweils verschiedene Genotypen sichtbar gemacht. Zu einem ähnlichen Schlusse gelangt man, wenn man die Stellung der einzelnen Sippen in der Störungsreihe des Jena-Plasmons (Michaelis I, 1940, Tabelle 1—3) mit der

des Xanthi-Plasmons (Tabelle 1 und 3) vergleicht. Das Genom der Sippe Jena löst im Xanthi-Plasmon starke Störungen der Pollenfertilität aus und ist an denen des Jena-Plasmons wenig beteiligt (vgl. auch Michaelis VII, 1944). Umgekehrt verhält sich das Genom der Sippe Stuttgart. Es gehört

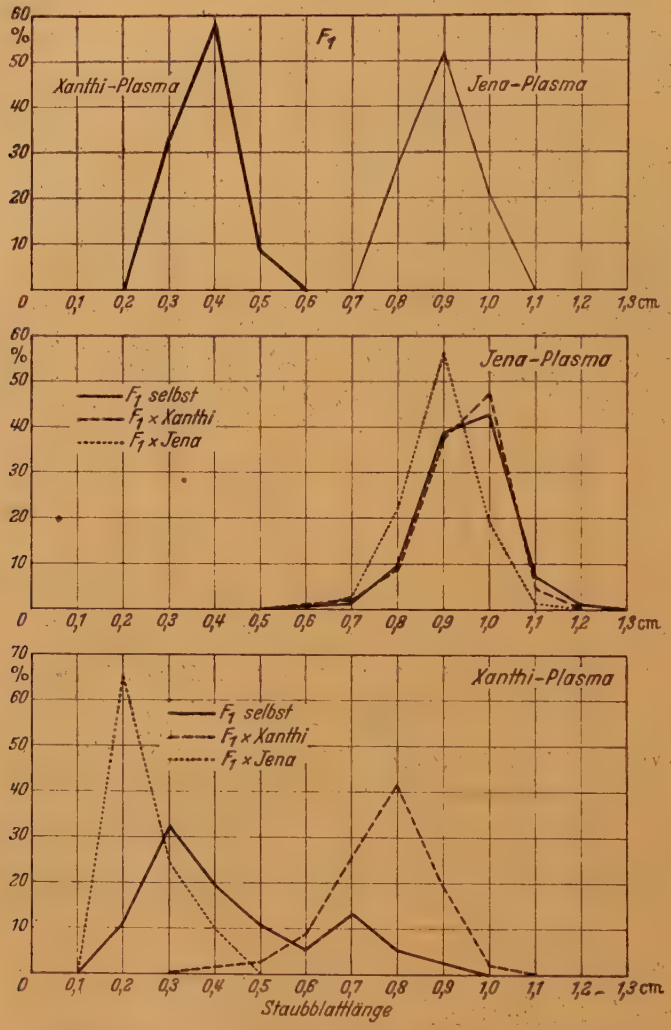


Abb. 4. Kurven der Staubblattlängen der Xanthi ♀ Jena-Kreuzungen.

zu den im Jena-Plasmon stark störenden Genomen, steht aber in der Xanthireihe im Störungsgrad vor den Sippen *cruciatum*, Insel *candidum* und Kaschmir, die ihrerseits im Jena-Plasma keine Störungen oder erst in der F_2 geringe Stauchungen auslösen. Die extrem stark störenden Sippen atlantischer und afrikanischer Herkunft: Caen, Coimbra und Lissabon, Tlemcen und Parys haben diese starken Wirkungen allerdings in den meisten Plasmonen.

Die F_2-Kreuzungen zeigen weiterhin, daß im Jena-Plasma die Pflanzen im wesentlichen fertil sind. Die wenigen sterilen oder schlecht fertilen Pflanzen

der Tabelle 6 sind zum Teil auf umweltsbedingte Fertilitätsstörungen zurückzuführen, zum Teil liegen wahrscheinlich genische Ursachen vor. Der guten Fertilität entsprechend zeigen die Blüten eine normale Größe (Abb. 3). Die Sippe Xanthi ist wesentlich großblütiger als Jena. In den F_2-Kreuzungen treten daher nicht genauer analysierbare Aufspaltungen in der Blütengröße auf, die sich aber im Vergleich zu den entsprechenden reziproken Kreuzungen nur in einem geringen Größenbereiche bewegen.

Die reziproken Kreuzungen mit Xanthi-Plasma ergeben große Unterschiede in der Pollenfertilität und korrelativ damit verbunden auch in der Blütengröße. Die Rückkreuzung mit der plasmafremden Sippe Jena ist völlig steril. Die Rückkreuzung mit dem plasmaeigenen Genom von Xanthi zeigt eine Reihe der verschiedensten Fertilitätsstufen, gut fertil sind aber höchstens 15% der Pflanzen. Unter 173 Pflanzen der der Selbstung entsprechenden Kreuzung mit reziprok wurde nur eine einzige $\pm$ fertile gefunden. Hieraus ergibt sich, daß ähnlich wie beim Jena-Plasmon besonders die plasmafremden Gene die Entwicklungsstörungen auslösen und daß die Zahl der dabei beteiligten Gene verhältnismäßig groß ist. Es muß sich hier mindestens um die Unterschiede in 3 Genpaaren handeln.

Analoge Kreuzungen wurden auf dem Bastard Xanthi ς Insel *candidum*[1] durchgeführt und prinzipiell ähnliche Ergebnisse erhalten. Auch hier fehlen im Xanthi-Plasma Stauchungen. Im Plasma von Insel *candidum* wurden einige wenige verkrüppelte Pflanzen gefunden, die aber keinerlei Ähnlichkeit mit den Stauchungen des Jena-Plasmons haben. Die Fertilität im Xanthi-Plasma entspricht im großen und ganzen der Fertilität der Kreuzungen auf (Xanthi $\times$ Jena). Die Blütengröße ist jedoch nicht so stark reduziert wie dort, was der F_1-Kreuzung (vgl. Tabelle 3) und dem Ergebnis der Rückkreuzungen entspricht. Bei der reziproken F_2-Kreuzung mit Insel *candidum*-Plasma zeigt sich insofern ein Unterschied, als nicht alle Pflanzen wie bei den F_2-Kreuzungen auf Jena $\times$ Xanthi vollfertil sind, sondern z. B. bei der Selbstung $^1/_3$ der Pflanzen herabgesetzt fertil (Antherenausbildung 1) ist. Diese Abweichung in der Fertilität beruht sehr wahrscheinlich auf einem Unterschied des Plasmas von Insel *candidum* und nicht nur auf genischen Ursachen. Dieser plasmatische Unterschied macht sich allerdings weder bei den F_1-Kreuzungen Xanthi ς Insel

[1] Kurz sei darauf hingewiesen, daß bei der Kreuzung zwischen der anthocyanhaltigen Sippe Xanthi mit roten Blüten und wollig behaarten Fruchtknoten und der völlig anthocyanfreien Sippe Insel *candidum* mit weißen Blüten und drüsig behaarten Fruchtknoten eine deutliche Koppelung zwischen Anthocyangehalt und Behaarung festgestellt wurde. Die wollige Behaarung (Vil, vgl. Michaelis 1939, S. 549) ist dominant über drüsig (Vil$^+$), ebenso der Anthocyangehalt (*cand*$^+$) über das Fehlen von Anthocyan (*cand*). Es wurden folgende Zahlen gefunden:

Kreuzung	Wollig		Drüsig	
	rot	weiß	rot	weiß
(Insel *candidum* $\times$ Xanthi) selbst	99	5	3	25
(Xanthi $\times$ Insel *candidum*) $\times$ Insel *candidum*	15	1	1	15

Bemerkenswerterweise werden damit die meisten der bei *Epilobium* bekannt gewordenen, d. h. leichter analysierbaren Gene: Vil, cand, alb (Michaelis 1939) und ein Stauchungsgen (Michaelis III, 1940, S. 300) miteinander gekoppelt vererbt.

Ta-

Kreuzung ♀	Kreuzung ♂	n	Pollenklassen IV	Pollenklassen III	Pollenklassen II	Pollenklassen I
hirsutum-Jena × Xanthi	♂ selbst	143				1,4
	♂ Xanthi	169				0,6
	× Jena	170				
hirsutum-Xanthi × Jena	♂ reziprok	173		45,6	51,6	2,2
	♂ Jena	135		97,8	2,2	
	♂ Xanthi	146		0,7	13,0	54,8

candidum, Jena ♀ Insel *candidum*, noch bei der Einlagerung des Xanthi- bzw. Jena-Genoms in das Plasma von Insel *candidum* (Insel *candidum* × Xanthi[6] bzw. Insel *candidum* × Jena[1]) bemerkbar. Diese Genome reichen zur Auslösung der Entwicklungsstörungen scheinbar nicht aus. Die unterschiedliche Reaktionsnorm dieses Plasmas wird erst nach Einlagerung einer größeren Quantität plasmaempfindlicher Gene deutlicher sichtbar. Auf die entsprechenden Kreuzungen wird später noch einzugehen sein (vgl. S. 408).

Prinzipiell ähnliche Ergebnisse brachten die entsprechenden Kreuzungen mit *hirsutum* Afghanistan. Es sei daher nicht näher auf sie eingegangen und nur auf Tabelle 7 verwiesen. Stauchungen oder andere vegetative Störungen fehlen auch hier vollständig.

Von besonderem Interesse sind die Kreuzungen mit stark störenden *hirsutum*-Sippen. Während bei den bisher besprochenen Kreuzungen nur Störungen der Pollenfertilität und keine Störungen der vegetativen Phase beobachtet wurden, traten bei der Rückkreuzung des völlig normalwüchsigen Xanthi × Kew *albiflorum*-Bastardes mit dem Vater Kew *albiflorum* auch im Xanthi-Plasma Entwicklungsstörungen auf. Überraschenderweise sind es dieselben Entwicklungsstörungen, wie sie bisher nur in dem Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihr ähnlichen Sippen bekannt geworden waren. Schon unter den Keimlingsrosetten fanden sich einige, die in typischer Weise meliert waren. An den erwachsenen Pflanzen konnte eine fließende Reihe festgestellt werden, die von normalen Pflanzen, die der F_1 glichen, zu gestauchten und extrem gestörten Pflanzen führte. Die Zahlenverhältnisse und Höhenmessungen gibt Tabelle 8 wieder.

Prinzipiell ähnliche Ergebnisse wurden bei den Kreuzungen mit *hirsutum* Caen erhalten (Tabelle 10), es nehmen nur die Entwicklungsstörungen erheblich zu. Schon bei der der Selbstung entsprechenden Kreuzung *hirsutum* (Xanthi × Caen) × (Caen × Xanthi) gingen 5% der Pflanzen als Keimpflanzen an den Störungen zugrunde. 25% der Pflanzen war ± stark gestört (II—VI), 30% war schwach gestört (I) und nur mehr 40% der Pflanzen völlig normal. Die Rückkreuzung (Xanthi × Caen) × Caen ist kaum mehr lebensfähig. Trotz vieler Kreuzungen wurde nur eine einzige, stark gestörte Pflanze erhalten. Die meisten Pflanzen dürften schon als Embryonen absterben, ähnlich wie dies z. B. von der *hirsutum* Jena × Parys-Kreuzung bekannt geworden ist (Michaelis-v. Dellingshausen IV, 1942).

belle 6[1].

fertilität										
Prozent lebenden Pollens, Klasse 0										
0	1—10	—20	—30	—40	—50	—60	—70	—80	—90	—100
0,7	0,7	0,7	0,7	—	—	1,4	2,0	2,0	18,9	71,4
—	0,6	—	—	0,6	—	0,6	0,6	0,6	4,7	91,6
			1,2	0,6	1,2	1,8	1,8	2,3	15,9	75,3
—	—	—	—	0,6						
2,7	6,2	4,8	—	2,0	—	2,7	2,7	4,1	3,4	2,7

Die Untersuchung der Fertilität wird durch den starken Pflanzenausfall erschwert. Immerhin läßt sich an den Pflanzen der „Selbstung" feststellen, daß keine Korrelation zwischen Fertilitäts- und Stauchungsgrad besteht. Es kommen unter den gestauchten Pflanzen weniger sterile, unter den normalwüchsigen Pflanzen stärker sterile Pflanzen vor. Es stimmt dies mit den Erfahrungen überein, die an den F_1-Kreuzungen gemacht wurden: die einzelnen Gene und Genome lösen Sterilität und Stauchungen in verschiedenem Ausmaße aus.

Die Rückkreuzung *hirsutum* (Xanthi × Caen) × Xanthi enthält keine gestauchten Pflanzen und ist, wie zu erwarten, besser fertil als die übrigen Kreuzungen (vgl. Tabelle 10).

Bei der ähnlichen Kreuzungsreihe auf *hirsutum* Xanthi × Lissabon nimmt die Embryonensterblichkeit im Xanthi-Plasma so stark zu, daß die Rückkreuzung mit Lissabon überhaupt nicht mehr gelang und auch bei der Kreuzung mit dem reziproken Bastard die Zahl der aufgezogenen Pflanzen für eine brauchbare Untersuchung zu klein wurde.

Diese Versuche zeigen nun mit großer Eindringlichkeit, daß die Entwicklungstendenzen, die allen Pflanzen mit Xanthi-Plasmon innewohnt, sich nicht prinzipiell von der des *hirsutum* Jena unterscheiden läßt. In beiden Plasmen lassen sich durch geeignete Genkombinationen die gleichen Entwicklungsstörungen hervorrufen. Dieses Ergebnis ist um so überraschender, als das *hirsutum* Xanthi-Plasmon auf Grund seiner, dem *hirsutum* Jena-Plasmon gegensätzlichen Wirkung ausgesucht wurde. Es ist nur die Reihenfolge, in der die einzelnen Entwicklungsstörungen entstehen, verschieden, d. h. es entstehen im Jena-Plasmon zuerst Störungen der vegetativen Phase und erst sehr spät Störungen der Pollenfertilität, während im Xanthi-Plasmon zuerst der Haplont und dann erst der Diplont geschädigt wird.

Die Versuche zeigen weiterhin, daß alle für das Zusammenwirken von Genom und *hirsutum*-Jena-Plasma gültigen Gesetzmäßigkeiten auch hier zutreffen. An der Auslösung der plasmatischen Entwicklungstendenz sind, im Hinblick auf die Art der Entwicklungsstörungen, in unspezifischer, quantitativer Weise

[1] Um einen leichteren Vergleich zu ermöglichen, sind in den Tabellen die Individuenzahlen in Prozenten der Gesamtzahl ausgedrückt. Den Auszählungen liegen die in Tabelle 4 dargestellte Einteilung in Sterilitätsklassen zugrunde. Die Pflanzen der Klassen IV—I enthalten ausschließlich toten Pollen. Bei den Pflanzen der Klasse 0 kommen neben stärkegefüllten, keimfähigen Pollenkörnern tote, stärkefreie Pollenkörner vor. Diese Klasse ist nach der prozentualen Häufigkeit lebenden Pollens weiter unterteilt.

Ta-

Kreuzung ♀	Kreuzung ♂	n	Sterilitäts- blüht nicht	VI	V	IV	III	II	I
(Xanthi × Afghanistan)	× reziprok	19						56,2	43,8
	× Afghanistan	63			8,6	17,1	51,4	22,9	
	× Xanthi	70						18,9	49, 1

zahlreiche Gene beteiligt. Die Qualität der einzelnen Gene und Genome äußert sich im wesentlichen nur in ihrer Wirkungsintensität. Allerdings sprechen die einzelnen „plasmaempfindlichen" Gene und Genkombinationen auf die verschiedenen Plasmone in wechselnder Weise an.

Abb. 5. Reduzierte, pollensterile Blüten des Jena-Genoms im Xanthi-Plasma (Xanthi × Jena⁴). Phot. 1942. 1.

c) Über die Konstanz des Plasmons.

Das Plasmon der Sippe Xanthi erweist sich in derselben Weise als konstant wie die übrigen bisher untersuchten Plasmone. Seine Konstanz wurde durch Einkreuzung fremder Genome auf dem Wege der Rückkreuzung der Xanthi × Sippen-Bastarde mit dem Vater untersucht und bei der Rückkreuzung mit den Sippen Jena, Insel *candidum* und Gießen zur Zeit (1944) über 6 Generationen verfolgt. Die reziproke Einkreuzung des Xanthi-Genoms in die Plasmen der oben genannten Sippen wurde über 8 (Jena), bzw. 6 Generationen untersucht. Andere Rückkreuzungslinien sind weniger weit gediehen. Ganz allgemein gleichen die Rückkreuzungspflanzen schon von der 3. Generation in hohem Maße dem Vater. Von der 4. Generation an konnten keine Aufspaltungen mehr festgestellt werden. Von dieser Generation an blieben auch die für das Xanthi-Plasma kennzeichnenden Fertilitätsstörungen ohne faßbare Änderungen erhalten.

Das Genom der Sippe Jena führt im Xanthi-Plasmon zu fast völlig sterilen, stark reduzierten Blüten (Abb. 5). Die 2—3 mm langen Antheren sind völlig flach und grün, die Kronblätter sind mit 6—7 mm Länge kürzer als der Kelch und bleiben zwischen diesem verborgen. Aus den Knospen ragen nur die ebenfalls etwas verkürzten Griffel heraus. Die Eizellen sind in diesen stark verkümmerten Blüten noch funktionsfähig. Es gelingt aber nur ein kleiner Prozentsatz der Kreuzungen, so daß die Gewinnung einer neuen Rückkreuzungsgeneration, besonders auf der unter künstlichem Licht aufgezogenen Wintergeneration, nicht immer gelingt. Bei der Einlagerung des Insel

belle 7.

grade					Durch-schnitt-liche Höhe in cm	Kronblattlänge in mm	Staubblattlänge in mm
0—20%	21—40%	41—60%	61—80%	81—100%			
					65,3	11,31 ± 0,47	5,47 ± 0,33
					49,6	9,91 ± 0,17	4,12 ± 0,17
7,5	7,5	13,2	3,8		61,6	12,44 ± 0,36	5,59 ± 0,16

candidum-Genoms wird kein so starker Störungsgrad erreicht. Die Blüten sind zwar ebenfalls völlig pollensteril. Die Kronblatt- und Antherenlänge ist aber so wenig reduziert, daß sich die Blüten in normaler Weise entfalten können und nur eine geringere Größe zeigen. Bei der Rückkreuzung mit Gießen fehlen auch auffällige Abweichungen in der Blütengröße. Die Entwicklungsstörungen beschränken sich im wesentlichen auf eine Reduktion der Pollenfertilität.

Die den untersuchten Plasmonen zuzuordnende Entwicklungstendenz bleibt also mindestens über 6—7 Generationen unverändert erhalten. Es besteht aber kein Grund zu der Annahme, daß ihre Konstanz eine andere sei, als sie das *Epilobium luteum*-Plasmon besitzt, das über die Dauer von nun 23 Generationen, trotz Einlagerung fremder Genome, seine Konstanz erhalten hat.

Die Pflanzen der Rückkreuzungsgenerationen wurden nun erneut mit *hirsutum* Caen gekreuzt. Die Kreuzung auf den fertilen und großblütigen (Jena × Xanthi^{6})-Pflanzen gab nur taube, nicht keimfähige Samen. Die Genomkombination Xanthi × Caen, die im eigenen Xanthi-Plasma (vgl. Tabelle 3) keine vegetativen Entwicklungsstörungen, sondern nur Störungen der Pollenfertilität hervorruft, ist demnach im fremden Jena-Plasma nicht lebensfähig. Aus diesem Versuchsergebnis kann man den Schluß ziehen, daß das Xanthi-Genom im sippeneigenen Plasma die schädigende Wirkung des Caen-Genoms noch zu kompensieren vermag. Störungen treten erst mit Eliminierung der Xanthi-Gene in der (Xanthi × Caen) × Caen-Kreuzung auf. Sie führen ebenfalls zu Embryonensterblichkeit. Im Jena-Plasma wird die kompensierende Wirkung des Xanthi-Genoms scheinbar soweit lahm gelegt, daß die Caen-Gene schon in der F_1 zu Entwicklungsstörungen führen. Die Zusammenarbeit zwischen Jena-Plasma und Xanthi-Genom in den (Jena × Xanthi^{6})-Pflanzen ist also doch nicht so gut, wie man aus dem völlig normalen Aussehen dieser Pflanzen schließen könnte. Die Variationsbreite, innerhalb

Tabelle 8.

Stauchungsgrad[1]	Höhenmessungen in cm																n
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	
0									1		2	3	8	6	2	2	24
I									2		5	1	2	1	1		12
II + III						2	4	1	1								8
IV + V				1	3	3											7
VI	1	3															4
Σ	1	3	—	1	3	5	4	1	4	—	7	4	10	7	3	2	55

[1] Gegenüber der früher (Michaelis 1942, VI, S. 484, Fig. 11) verwendeten 6teiligen Skala der Stauchungsgrade wurde nur eine 4teilige verwendet.

der eine harmonische vegetative Entwicklung der Pflanze möglich ist, scheint aber verhältnismäßig groß zu sein. Reaktionsunterschiede innerhalb dieses Bereiches entziehen sich aber unserer Kenntnis.

Die Einkreuzung des Caen-Genoms in die pollensterilen, kleinblütigen *hirsutum* Jena-Pflanzen mit Xanthi-Plasma (Xanthi × Jena[4], Abb. 5) gibt zwar einen schlechten Samenansatz (vgl. Tabelle 11), doch keimt immerhin noch 1,7% der Pflanzen. Die Genom-Kombination Jena × Caen ist im Xanthi-Plasma etwas schlechter lebensfähig als im Jena-Plasma (vgl. Michaelis VI, 1942, Fig. 2 links unten). Die Keimlingsrosetten sind nach 3 Monaten noch kaum gewachsen und gehen dann ein, wahrscheinlich an Störungen, die denen des Jena × Caen-Bastardes ähnlich sind. Auch hier vermag scheinbar im sippenfremden Xanthi-Plasma das Genom, diesmal von *hirsutum* Jena, die Wirkung der Caen-Gene schlechter zu kompensieren als im eigenen Plasma.

IV. Die Kreuzungen mit der *hirsutum*-Sippe Attika.

Ähnliche Kreuzungsreihen, wie sie für die *hirsutum*-Sippe Xanthi beschrieben wurden, wurden auch mit der *hirsutum*-Sippe Attika ausgeführt. Wie die Tabellen 1 und 9 zeigen, gibt die Mehrzahl der Kreuzungen ganz ähnliche Ergebnisse. Es werden vor allem Störungen der Pollenfertilität beobachtet. Erst bei Einkreuzung besonders stark störender Genome treten auch Wuchsstörungen auf. In bezug auf die Pollenfertilität wurde auch im Attika-Plasma eine Reihe von vollfertilen bis völlig pollensterilen Bastarden gefunden (Abb. 1). Die F_2-Kreuzungen z. B. auf dem Attika ♀ Jena-Bastard, auf dem Attika × Tlemcen- und Attika × Afghanistan-Bastard zeigen dieselben Aufspaltungen in verschiedene Fertilitätsgrade wie die entsprechenden Xanthi-Kreuzungen. Auch die Rückkreuzungen führen zu einem analogen Ergebnis: Es sind Pflanzen, die das *hirsutum* Jena-Genom im Attika-Plasma enthalten, nicht von denen mit Xanthi-Plasma zu unterscheiden. Vegetative Entwicklungsstörungen treten auch hier meist nicht auf. Eine ausführliche Schilderung aller dieser Versuche erübrigt sich daher mit dem Hinweis auf die Tabellen.

Ta-

hirsutum-Attika-Sippen-Kreuzung	Jahr	Antherenbild		Staubblattlänge (längste)			Pollenklasse	
		Sippen-Plasma	Attika-Plasma	Sippen-Plasma in mm	Attika-Plasma in % von reziprok	D/m_d	Sippen-Plasma	Attika-Plasma
Tlemcen	1943	0	1	8,20	109,0	3,5	98,6 ± 2,18	29,6 ± 8,79
Klausenburg	1943	0[1]	0[1]	7,91	100,5	0,3	98,3 ± 2,42	97,4 ± 3,06
Afghanistan	1943	0	0—1	7,10	95,1	1,8	98,6 ± 2,36	39,9 ± 9,72
Kölleda	1943	0	1—2	7,07	95,0	0,7	95,3 ± 3,99	1,46 ± 1,46
Saaleufer	1943	0	1	7,00	92,9	—	95,9 ± 3,76	
Kaschmir	1943	0[1]	0+2[1]	7,24	80,2	6,1	95,5 ± 3,86	19,1 ± 7,66
Kew *albiflorum*	1943	0[1]	3[1]	7,91	72,9	10,7	91,3 ± 5,32	I
Jena	1940	0	4	10,37	67,8	15,0	95,4 ± 3,99	
Jena	1943	0	4	6,70	68,1	13,0	98,0 ± 4,32	I—II
Wien	1943	0	5	7,96	62,8	—	98,1 ± 2,60	III
München	1943	0[1]	5[1]	8,12	57,6	24,2	98,4 ± 2,50	IV
Lissabon	1943	0	5	7,58	45,8	10,4	97,6 ± 2,91	IV
Caen	1943	0	5	7,96	37,6	45,9	98,6 ± 2,24	IV

[1] Vgl. Abb. 1.

In einzelnen Kreuzungen treten aber doch Abweichungen gegenüber den Xanthi-Bastarden auf, die auf Unterschiede zwischen den Sippen Xanthi und Attika hinweisen. Es finden sich einerseits Differenzen im Ausmaße der Fertilitätsunterschiede, und es kommen schon bei einigen F_1-Bastarden mit Attika-Plasma Stauchungen der Sproßachsen vor. Diese Abweichungen gegenüber den entsprechenden Xanthi-Kreuzungen müssen etwas ausführlicher besprochen werden.

Die reziproken Unterschiede in der Pollenfertilität sind bei den meisten Attika-Bastarden, z. B. mit den Sippen Caen, Lissabon, Wien, Jena, Hohenheim, Kölleda, Windsheim ungefähr ebenso groß wie bei den entsprechenden Xanthi-Bastarden. Hierher gehören auch die Kreuzungen mit den Sippen Kew *albiflorum* und München. Es ist hier zwar bei der Attika-Kreuzung der Reziprokenunterschied scheinbar größer, der Fertilitätsgrad im Attika-Plasma gleicht aber ungefähr dem des Xanthi-Plasmas. Es fehlen bei diesen Kreuzungen nur die Störungen der Pollenfertilität im Plasma der Sippen Kew *albiflorum* und München. In beiden Fällen kann es sich nur um genische Unterschiede zwischen den Sippen Attika und Xanthi handeln, da beide Sippen hier als Väter verwendet wurden. Bei der Kew *albiflorum*-Kreuzung dürfte dabei, wie noch zu schildern sein wird, aber auch das Kew *albiflorum*-Plasma beteiligt sein. Es stören die Attika-Gene die Pollenentwicklung im Kew-Plasma in geringerem Ausmaße als die Xanthi-Gene.

In ähnlicher Weise lassen sich auch die Unterschiede bei den Kreuzungen mit den Sippen Afghanistan, Klausenburg, Marienburg, Saaleufer, Kaschmir und Tlemcen erklären. Der Xanthi × Saaleufer-Bastard zeigt noch eine Aufspaltung in fertile und ± sterile Pflanzen. Die Attika × Saaleufer-Kreuzung ist einheitlich gut fertil. Es kann angenommen werden, daß die plasma-empfindlichen Gene der Sippe Saaleufer nicht mehr zur Manifestation gelangen und damit die Heterozygotie der Sippe Saaleufer im Attika-Plasma nicht erkennbar ist. Umgekehrt liegen die Verhältnisse bei der Kaschmir-Kreuzung. Der

belle 9.

Kronblattlänge			Kronblattbreite			Pflanzenhöhe		
Sippen-Plasma in mm	Attika-Plasma in % von reziprok	D/m_d	Sippen-Plasma in mm	Attika-Plasma in % von reziprok	D/m_d	Sippen-Plasma in cm	Attika-Plasma in % von reziprok	D/m_d
16,07	99,2	0,3	15,84	96,9	1,4			
15,17	99,9	0,1	15,82	100,1	0,1			
15,00	93,7	3,4	15,47	92,5	3,4			
14,55	96,2	2,0	14,68	103,6	1,9			
14,73	84,9	—	14,46	89,9	—			
15,80	88,9	4,5	16,20	79,6	3,5			
16,32	90,5	4,2	15,71	93,2	3,0	99,0[1]	103,9[1]	1,7[1]
15,40	82,5	8,9	14,67	86,8	6,3	67,33	101,5	0,5
13,11	76,6	11,9	13,07	79,4	10,8	101,20[2]	101,1[2]	0,6[2]
15,88	69,3	—	16,52	72,6	—			
15,22	83,8	8,5	15,22	84,3	8,0			
15,33	79,1	7,5	15,83	85,5	5,7	60,42	86,9	3,5
16,60	60,7	11,2	17,36	58,8	9,6	64,77	69,5	6,5

[1] Wert von 1941. [2] Wert von 1942.

Xanthi-Kaschmir-Bastard ist noch einheitlich steril. Geringere Unterschiede im Sterilitätsgrad lassen sich an den reduzierten Antheren nicht erkennen. Die Fertilität der Attika × Kaschmir-Kreuzung ist in einen besser fertilen Bereich verschoben. Dort scheint nun eine Heterozygotie des Kaschmir-Genoms in einer Aufspaltung des Fertilitätsgrades der Pflanzen manifest zu werden, die im Xanthi-Plasma nicht zu erkennen war. Eine besonders extreme Stellung nimmt der Tlemcen-Bastard ein. Er zeigt in der Xanthi-Kreuzung größte Reziprokenunterschiede und ist in der Attika-Kreuzung so

Abb. 6. Vergleich der Fertilität der Xanthi ♀ Tlemcen (oben)- und der Attika ♀ Tlemcen (unten)-Kreuzungen. Links 2 Blüten im Tlemcen-Plasma, rechts im Xanthi- bzw. Attika-Plasma. Phot. 1943. 270.

gut wie reziprok gleich (Abb. 6). Man kann sogar von einer geringen Heterosis sprechen, da die Staubblätter im Attika-Plasma etwas länger sind als in der reziproken Kreuzung (vgl. Tabelle 9).

Ta-

Kreuzung ♀	♂	n	Stauchungsgrade †	IV	III	II	I	0
(Xanthi × Caen)	× reziprok	92	5,4	25,0		29,4		40,2
	× Caen	1	100					
	× Xanthi	46						100
(Attika × Caen)	× reziprok	98	2,0	6,1	11,2	5,1	15,3	60,2
	× Caen	68	33,8	45,6	17,6	1,5		1,5
	× Attika	80						100
(Caen × Attika)	× Attika	47						100
(Attika × Lissabon)	× reziprok	96	10,4	11,5	11,5	9,4	17,7	39,5
	× Lissabon	60	85,0	8,3	6,7			
	× Attika	98						100

Vergleicht man nun die Kreuzungen mit Xanthi- und Attika-Plasma im Hinblick auf Wuchsstörungen, so zeigt sich, daß solche bei den F_1-Kreuzungen mit Xanthi-Plasma in keinem Falle aufgetreten sind. Bei den F_1-Kreuzungen von Attika mit den Sippen Caen und Lissabon werden aber Wuchsstörungen gefunden. Sie sind sehr schwach bei der Attika × Lissabon-Kreuzung (Tabelle 9 Höhenmessungen), wesentlich stärker bei der Attika × Caen-Kreuzung. Die einzelnen Pflanzen der Caen-Kreuzung verhalten sich nicht gleich. Von 43 Pflanzen waren 22 so gut wie normal, 14 zeigten ganz schwache Stauchungen im Blütenstand, die ungefähr mit der Anlage der Blütenknospen einsetzen. Bei 7 Pflanzen begann die Stauchung schon früher und verhinderte dadurch zum Teil die Blütenbildung.

Abb. 7. Rechts zwei verschiedene Stauchungstypen aus der Kreuzung (Attika × Lissabon) × (Lissabon × Attika), links davon drei extreme Typen der Kreuzung (Attika × Lissabon) × Lissabon. Phot. 1944. 255.

Die Wirkung des Attika-Plasmas bei der Hervorrufung von Wuchsstörungen wird noch deutlicher bei den F_2-Kreuzungen (vgl. Tabelle 10, Abb. 7). Die Kreuzungen auf dem Attika × Caen-Bastard erinnern in mancher Beziehung an die des Xanthi × Caen-Bastardes. Auffallend ist aber, daß die Entwicklungsstörungen der Attika-F_1-Bastarde im Durchschnitt schwächer sind als die entsprechenden Xanthi-Kreuzungen, obwohl die F_1: Xanthi × Caen im

belle 10.

Sterilitätsgrade												Durchschnittliche Höhe in cm	Kronblattlänge in mm	Staubblattlänge in mm
blüht nicht	VI	V	IV	III	II	I	0–20%	21–40%	41–60%	61–80%	81–100%			
21,7	2 2	6,5	68,5	1,1								50,9	8,7	3,3
100												0	—	—
		2,6	38,4	15,4	28,2	7,7	7,7					67,7	13,5	5,8
14,2		36,7	32,6	6,1	10,2							51,9	10,6	4,7
100												11,8	—	—
		4,1	1,3		15,1	49,3	23,3	5,5		1,3		66,6	14,4	7,4
			2,9		2,9	2,9	28,6	20,0	5,7	17,1	20,0	69,6	14,5	7,7
14,6		12,5	61,5	3,1	5,2	3,1						38,6	10,5	4,1
100												11,7	—	—
		1,1	1,1		13,3	73,3	7,8	3,3				54,1	14,2	6,7

Gegensatz zur F_1: Attika × Caen nicht gestört ist. Man könnte annehmen, daß in der F_1 das Xanthi-Genom besser den Einfluß des Caen-Genoms zu kompensieren vermag als das Attika-Genom, und daß in der F_2 nach Eliminierung der kompensierenden Gene sich das Caen-Genom im Xanthi-Plasma stärker auswirkt als im Attika-Plasma. Infolge dieser Wechselbeziehung zwischen Plasmon und den verschiedenen Genomen würde bei den Attika-Kreuzungen dann einerseits eine leichtere Erkennung der plasmatischen Entwicklungstendenz, andererseits auch eine leichtere Analyse der Genwirkung möglich sein. Sogar an den besonders stark gestörten Lissabon-Kreuzungen ist der Ausfall an Pflanzen nicht so groß, daß eine Analyse wie bei den Xanthi-Kreuzungen unmöglich wäre. Sie ergibt gleiche Ergebnisse wie in anderen Fällen.

Die Vermutungen über die verschiedenen Wirkungsintensitäten von *hirsutum* Xanthi- und Attika-Plasmonen, bzw. Genomen finden eine Bestätigung an den Caen-Bastarden der reziproken Rückkreuzungslinien: *hirsutum* Xanthi, bzw. Attika × Jena^n und *hirsutum* Jena × Xanthi^n, bzw. Attika^n. Vergleicht man die Zahlen der Tabelle 11, so zeigt sich, daß das *hirsutum* Jena × Caen-Genom im Attika-Plasma zwar starke Störungen gibt, daß aber immerhin lebensfähige Pflanzen entstehen, während im Xanthi-Plasma schon die Embryonen absterben. *Die beiden Plasmen lassen sich also in ihrem Wirkungsgrad auf die Entwicklungsstörungen deutlich unterscheiden.*

Vergleicht man Attika- und Xanthi-Genom, so erhält man sehr verschiedene Ergebnisse, je nachdem welche Genom-Plasmonkombination untersucht wird. Im Jena-Plasmon lassen sich die weitgehend homozygoten Xanthi- und Attika-Genome der Rückkreuzungslinien nicht unterscheiden, da die Jena × Xanthi^6- und Jena × Attika^6-Pflanzen ebenso wie die natürlichen Sippen mit eigenem Plasma völlig normal und fertil sind. Die Bastardgenome Xanthi × Caen, bzw. Attika × Caen unterscheiden sich im Jena-Plasma sehr wesentlich (Tabelle 11), da sie, wie schon auseinandergesetzt, im eigenen und fremden Plasma eine gegensätzliche Wirkung haben. Das Xanthi-Genom kann die störende Wirkung des Caen-Genoms im sippeneigenen Plasma besser, im sippenfremden Plasma nur sehr viel schlechter kompensieren als das Attika-Genom. Es könnte dies dahin gedeutet werden, daß die die Entwicklungsstörungen

Tabelle 11.

Kreuzung	Genom	Plasmon	Samenzahl je Fruchtknoten	Keimung in %	Lebensfähigkeit, bezogen auf Samenzahl in %	Stauchungsgrad[1]	Pflanzenhöhe in cm
(Xanthi × Jena^4) × Caen	Jena × Caen	Xanthi	23	1,7	0	—	—
(Attika × Jena^4) × Caen	Jena × Caen	Attika	29	26,0	16,5	3,6	13,7
(Jena × Xanthi^6) × Caen	Xanthi × Caen	Jena	44	0	0	—	—
Xanthi × Caen	Xanthi × Caen	Xanthi	35	90,0	100,0	0	64,4
(Jena × Attika^4) × Caen	Attika × Caen	Jena	122	32,0	98,7	1,0	49,4
Attika × Caen	Attika × Caen	Attika	35	92,8	100,0	0,7	54,2

[1] 0 normal, 4 stärkste Stauchung.

auslösende Wirkung der Genome keine ihnen eigene absolute Größe ist, sondern davon abhängig ist, in welchem Maße ihre Gene in das genetische Gesamtsystem hineinpassen.

V. Die Kreuzungen mit einigen weiteren *hirsutum*-Sippen.

Aus den bisherigen Versuchen läßt sich der Schluß ableiten, daß keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Entwicklungstendenzen bestehen, die die Plasmen der *hirsutum*-Sippen Xanthi und Attika und die *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmen hervorrufen, obwohl sie ganz verschiedene Reziprokenunterschiede bedingen. Andererseits müssen doch die Plasmone sogar innerhalb der Gruppen gleicher Reziprokenunterschiede voneinander verschieden sein. Als weitere Belege für diese Meinung seien anhangsweise noch einige Kreuzungsergebnisse an Sippen vorgelegt, in deren Plasmen ebenfalls eine Tendenz zur Herausbildung von Reziprokenunterschieden der Pollenfertilität besteht.

a) Kreuzungen mit hirsutum Kew albiflorum und Erlangen.

Mit Hilfe der in Tabelle 3 niedergelegten Beobachtungen ließ sich dem Plasma der Sippe Xanthi eine Tendenz zur Störung der Pollenfertilität zuschreiben. Trotz Auswirkung dieser Tendenz fehlen in einigen reziproken Kreuzungen Unterschiede. So waren z. B. die Kreuzungen zwischen *hirsutum* Xanthi und Erlangen, bzw. Kew *albiflorum*, wie schon besprochen, im Xanthi-Plasma steril. Die Reziprokenunterschiede in Fertilität und Blütengröße sind aber geringer, als auf Grund des Sterilitätsgrades im Xanthi-Plasma zu erwarten wäre. Es hat dies seine Ursache darin, daß auch die Gegenkreuzung eine herabgesetzte Fertilität besitzt. Dabei zeigt die Art der Pollensterilität im Erlangen-, bzw. Kew-Plasma wohl graduelle, aber keine wesentlichen qualitativen Unterschiede gegenüber der des Xanthi-Plasmas. Diese Verringerung der Reziprokenunterschiede durch eine Fertilitätsminderung auch der Gegenkreuzung kann nun entweder genische oder plasmatische Ursachen haben. Es ist möglich, daß die beiden Genome nicht zusammenpassen und dadurch die Heterozygoten $\pm$ unabhängig von den Plasmen herabgesetzt fertil sind. Es könnten aber ebenso, wie das *hirsutum* Kew *albiflorum*-, bzw. Erlangen-Genom nicht mit dem Xanthi-Plasmon harmoniert, auch die Wechselbeziehungen zwischen Xanthi-Genom und Kew-, bzw. Erlangen-Plasma gestört sein. Es ist wahrscheinlich, daß letzterer Fall gegeben ist. Eine solche Annahme wird durch folgende weitere Versuche nahegelegt.

Aus anderen Gründen wurde die *hirsutum*-Sippe Kew *albiflorum* mit zahlreichen *hirsutum*-Sippen gekreuzt (Michaelis 1942). Von 186 Kreuzungen waren die meisten reziprok gleich. 14 Sippen zeigten aber Reziprokenunterschiede, die durch eine verschieden starke Herabsetzung der Pollenfertilität und einer damit in Beziehung stehenden verringerten Blütengröße im Plasma der Sippe Kew entstanden[1]. Es läßt sich hier also eine ähnliche Fertilitätsreihe feststellen wie im Xanthi-Plasma.

Geringe Unterschiede wurden bei den Kreuzungen von *hirsutum* Kew *albiflorum* mit den *hirsutum*-Sippen: Dorfen (Südbayern), Frauenfeld (Nordschweiz), Wettingen (Nordschweiz), Argen (Bodensee), Beuren (Schwäbische Alb), Tübingen (Württemberg), Groß-Ingersheim (Württemberg), aber auch mit *hirsutum* Erlangen erhalten, größere und

[1] Über Reziprokenunterschiede in umgekehrter Richtung vgl. Michaelis 1942.

deutliche Unterschiede mit den Sippen: Caen, Coimbra, Lissabon und Tlemcen, größte Unterschiede mit den beiden südafrikanischen Sippen Kirstenbosch (Abb. 8) und Parys. Die Fertilität der entsprechenden Gegenkreuzungen mit Sippen-Plasma ist fast (s. unten) in allen Fällen normal.

Schließlich trat bei einigen reziprok gleichen Kew *albiflorum*-Kreuzungen Pollensterilität unter den F_2-Pflanzen auf. Sie steigerte sich im Laufe der Rückkreuzung mit dem Vater, d. h. mit Eliminierung des mütterlichen Genoms. Diese herabgesetzte Fertilität im Kew *albiflorum*-Plasma blieb z. B. bei der Rückkreuzung mit der *hirsutum*-Sippe Wien mindestens bis in die 7. Rückkreuzungsgeneration (Kew *albiflorum* × Wien^7) erhalten.

Abb. 8. Blüten der Kreuzung *hirsutum* Kirstenbosch × Kew *albiflorum* (oben) und reziprok (unten). Phot. 1941. 308.

Nach diesen Ergebnissen kann kaum ein Zweifel bestehen, daß auch dem Kew *albiflorum*-Plasmon die Tendenz innewohnt, unter bestimmten genischen Bedingungen zur Pollensterilität zu führen.

Ähnlich sind die Verhältnisse beim Erlangen-Plasma gegeben, nur liegen hier keine so ausführlichen Kreuzungsreihen vor. Die meisten Erlangen-Kreuzungen sind auch in bezug auf die Pollenfertilität reziprok gleich, doch wurde schon früher (Michaelis VI, 1942, S. 466) erwähnt, daß die Kreuzungen mit den *hirsutum*-Sippen Lissabon, Coimbra und Caen im Erlangen-Plasma eine herabgesetzte Fertilität, zum Teil auch eine verringerte Blütengröße besitzen.

Nach diesen Ergebnissen scheint den Plasmonen der drei verschiedenen *hirsutum*-Sippen Xanthi, Kew *albiflorum* und Erlangen eine ganz ähnliche Entwicklungstendenz zugeordnet zu sein. Nach der Einlagerung entsprechend stark auslösender Genome tritt Pollensterilität auf. Trotzdem läßt sich der Schluß ziehen, daß die Plasmen dieser 3 Sippen einander nicht identisch, sondern daß sie voneinander verschieden sind. Bei einer Identität der Plasmen wäre nämlich nicht einzusehen, warum die Genome zwar im sippen-eigenen Plasma, nicht aber im völlig gleichen, wenn auch fremden Plasma eine normale Pollenfertilität gewährleisten können. Nachdem die Xanthi ♀ Kew *albiflorum*-, die Kew *albiflorum* ♀ Erlangen-, sowie die Erlangen ♀ Xanthi-Kreuzungen ± große Reziprokenunterschiede zeigen und diese 3 Bastardkombinationen eine herabgesetzte Pollenfertilität besitzen, scheinen sämtliche 3 Genome die fremden Plasmone zu unterscheiden. Sie reagieren auf diese Unterschiede mit Entwicklungsstörungen. Es ist also wahrscheinlich, daß das gleiche Endprodukt: Pollensterilität jeweils auf eine verschiedene, für die einzelnen Plasmone spezifische Weise zustande kommt. Ob es möglich sein wird, diese Unterschiede durch genauere entwicklungsphysiologische Untersuchungen zu präzisieren, muß die Zukunft lehren.

b) Kreuzungen mit hirsutum Insel candidum.

In ähnlicher Weise wurde nun bei den Kreuzungen zwischen *hirsutum* Xanthi und *hirsutum* Insel *candidum* ein die Pollenfertilität störendes Plasmon

gefunden. Hier ist zwar bei der F_1-Kreuzung nur der Bastard mit Xanthi-Plasma gestört, nicht aber der Bastard mit Insel *candidum*-Plasma (Tabelle 3). Die Wirkung des Insel *candidum*-Plasmas wird erst bei der Rückkreuzung sichtbar. Es tritt nicht nur eine verstärkte Herabsetzung der Pollenfertilität bei der Kreuzung (Xanthi × Insel *candidum*) × Insel *candidum* ein, sondern auch bei den Kreuzungen auf dem (Insel *candidum* × Xanthi)-Bastard. Bei der vollständigen Einlagerung des Xanthi-Genoms in das Insel *candidum*-Plasma verschwinden diese Störungen der Pollenfertilität allerdings wieder, beruhen also nur auf der Wirkung einzelner besonders ungünstiger Genkombinationen. Kreuzt man nun aber in das Plasma von Insel *candidum* stärker störende Genome ein, so wird die Wirkung des Insel *candidum*-Plasmas deutlicher sichtbar als bei der Kreuzung mit *hirsutum* Xanthi.

Solche Gene enthält das Genom der *hirsutum*-Sippe Caen. Die reziproken F_1-Kreuzungen zwischen Insel *candidum* und Caen sind zwar ebenfalls so gut wie gleich und sind vollfertil. In den F_2-Kreuzungen treten aber ähnlich wie bei den Kreuzungen Kew *albiflorum* × Wien^n Fertilitätsunterschiede auf, die sich bei der Einlagerung des Caen-Genoms in das Plasma von Insel *candidum* bis zur völligen Pollensterilität steigern (vgl. Tabelle 12 und Abb. 9).

Die Kreuzungen unterscheiden sich von den entsprechenden Xanthi × Jena-Kreuzungen (Tabelle 6) nur darin, daß die die Entwicklungsstörungen auslösenden Caen-Gene nicht bei den heterozygoten F_1-Pflanzen sichtbar werden, wo sie scheinbar in bezug auf diesen Effekt durch die plasmaeigenen Gene kompensiert werden. Erst mit der Eliminierung dieser plasmaeigenen Gene kommt die störende Wirkung der Caen-Gene zur Geltung und der plasmatische Unterschied manifestiert sich in einer ± starken Störung der Pollenfertilität und in einer Herabsetzung der Blütengröße.

Es gehört also auch das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Insel *candidum* zu den Plasmen, die eine Tendenz zur Störung der Pollenfertilität hervorrufen. Aber auch hier muß dieser Effekt auf einem anderen Wege erreicht werden, als z. B. im Xanthi-Plasma. Es wären sonst die Reziprokenunterschiede der Kreuzung Xanthi ♀ Insel *candidum* nicht verständlich.

Tabelle 12.

Generation	Kreuzung: Plasma von (Mutter)	Kreuzung: Vater	Ausbildung der Antheren: 0 vollfertil	I	II—III	IV Blüten verkleinert, öffnen sich noch gut	V Blüten sehr klein, sich schlecht öffnend, oft abgestorben
F_1	Caen	× Insel *cand.*	32	—	—	—	—
	Insel *cand.*	× Caen	30	—	—	—	—
F_2	(Caen × Insel *cand.*)	× Insel *cand.*	106	—	—	—	—
		× selbst	71	—	—	—	—
		× Caen	31	—	—	—	—
	(Insel *cand.* × Caen)	× Insel *cand.*	175	—	—	—	—
		× selbst	71	32	—	5	—
		× Caen	—	54	—	58	35
F_n	Insel *cand.*	× Caen^3	—	—	—	4	11
		× Caen^4	—	—	—	—	23
		× Caen^5	—	—	—	—	20

Bemerkenswert ist, daß beim Vergleich der Sippen Insel *candidum* und Xanthi die plasmatischen Unterschiede des Insel *candidum*-Plasmas wohl in den heterozygoten ersten Generationen, nicht aber bei einem Genomaustausch (Insel *candidum* × Xanthi^n) sichtbar werden, während bei einem Vergleich der Sippen Insel *candidum* und Caen die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Auch dieses Ergebnis zeigt, daß die plasmatischen Unterschiede nur unter ganz bestimmten genischen Bedingungen sichtbar werden.

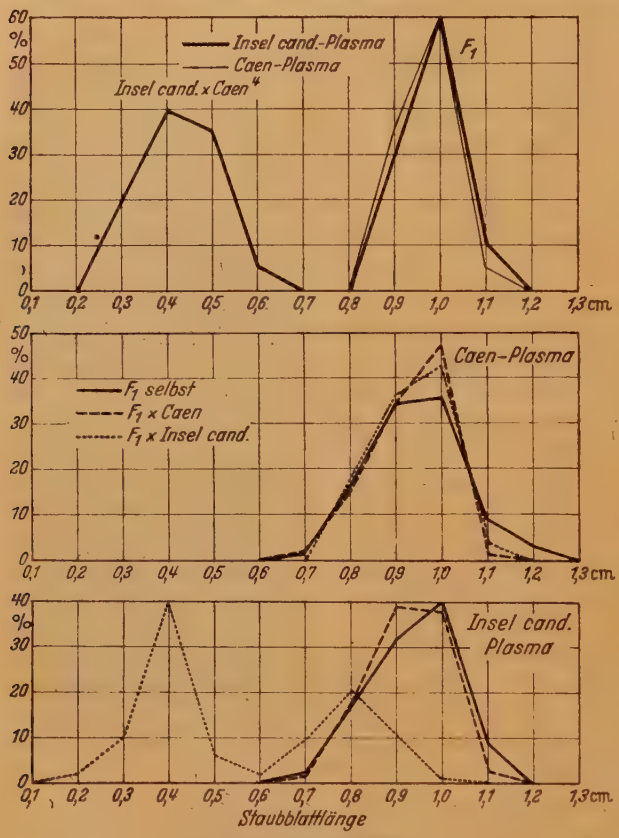


Abb. 9. Kurven der Staubblattlängen der Insel *candidum* × Caen-Kreuzungen[1].

In der methodischen Einleitung wurde schon erwähnt, daß das Auftreten von Entwicklungsstörungen beim Vorliegen plasmatischer Unterschiede seine Erklärung darin findet, daß die Wechselwirkungen zwischen den Gliedern des genetischen Systems wahrscheinlich aufs feinste abgestimmt sind und daher leicht gestört werden. Es ist auch verständlich, daß besonders häufig Störungen gerade der Pollenentwicklung auftreten. Die Entwicklung des männlichen Haplonten scheint im Gegensatz zu der des weiblichen Haplonten eine in jeder Beziehung empfindliche und kritische Phase zu sein, sei es, daß die Ernährungsverhältnisse der nur locker in den Antheren liegenden Pollenkörner besonders schwierig sind, sei es, daß der Haplont als solcher eine größere Empfindlichkeit aufweist. Während die Möglichkeiten zur Störung der Pollenentwicklung bekanntermaßen sehr mannigfaltiger Art sein können, verhindert, bzw. erschwert andererseits der kurze Entwicklungsgang des Haplonten und seine unvollkommene morphologische Differenzierung die Manifestation von spezifischen Unterschieden in der Art der Entwicklungsstörungen. Infolgedessen werden sich auch verschiedene plasmatische Reaktionsnormen nur in einer sehr ähnlichen Weise anzeigen können, und erst die Tatsache, daß ein und dasselbe Genom mit dem einen Plasmon störungsfrei zusammenarbeiten kann, mit anderen Plasmonen aber nicht, weist auf bestimmte Unterschiede der Plasmone hin.

[1] In dem untersten Teil der Abb. 9 ist die Strichelung, resp. Punktierung der Kurven vertauscht. Die linke Kurve gehört der Caen-Rückkreuzung (Insel *cand.* × Caen^2) an.

c) Kreuzungen mit hirsutum München.

Abschließend mag noch kurz eine Beobachtung mitgeteilt werden, die ebenfalls an den reziprok verschiedenen Xanthi-Bastarden angestellt wurde, allerdings ganz anders zu deuten ist. Auch bei dem Xanthi × München-Bastard ist nicht nur der Bastard mit Xanthi-Plasma völlig steril, sondern auch der der Gegenkreuzung mit München-Plasma. Allerdings sind die Antheren dort bei weitem nicht so stark reduziert wie im Xanthi-Plasma. Eine Untersuchung des Pollens zeigt, daß hier sehr charakteristische Störungen der Meiose vorliegen müssen. Bei einem Teil der Pollenmutterzelle unterbleibt jegliche weitere Teilung. Die Pollenmutterzellen entwickeln sich in diesem Falle zu großen „Monaden" (Abb. 10) mit einer häufig nur dünnen, unregelmäßig ausgebildeten Wand. Der Zellinhalt dieser Monaden fällt erst relativ spät einer fettigen Degeneration anheim. In anderen Fällen erfolgt noch eine ± unregelmäßige Aufteilung der Pollenmutterzellen in Dyaden, Triaden oder zu Tetraden mit einer unregelmäßigen Anordnung der Pollenzellen. Ab und zu entstehen an Stelle der Zellwände einseitig in das Zellinnere ragende Wandfalten (Abb. 10). Die Differenzierung der Pollenwand und der Keimporen kann in den verschiedensten Stadien unterbrochen werden. Die Häufigkeit der Störungen schwankt unter den einzelnen Pflanzen und Blüten von 0—100%. Es kann teils in allen Pollenmutterzellen die Tetradenteilung normal ablaufen, teils können trotz einer Differenzierung der Pollenwand in Exine und Intine an allen, sonst typischen Tetraden die Keimporen fehlen, teils kann sich mehr als die Hälfte aller Pollenmutterzellen zu „Monaden" entwickeln.

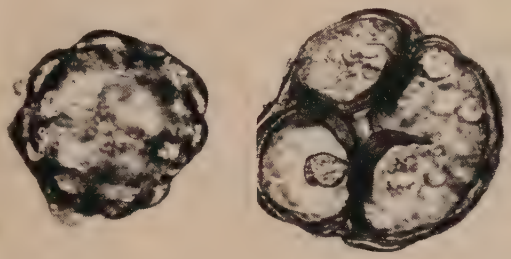


Abb. 10. Gestörte Pollen-„Tetraden" aus der Kreuzung *hirsutum* München × Xanthi. Phot. 1943. 339 und 341.

Ähnliche Störungen der Tetradenbildung waren schon in früheren Jahren an der Kreuzung München ♀ × Gießen ♂ (99% Monaden) beobachtet worden, während sie der reziproken Kreuzung zu fehlen schienen. Dieses Ergebnis war aber nur durch die sehr unregelmäßige Manifestation der Störungen vorgetäuscht worden. Untersuchungen an zahlreichen Kreuzungen der *hirsutum*-Sippe München und an größeren Pflanzenzahlen zeigten, daß die Störungen bei den reziproken Kreuzungen in ungefähr gleicher Häufigkeit vorkommen. Im übrigen wechselt die Häufigkeit bei den einzelnen Genomkombinationen (vgl. Tabelle 13). Nach diesen Ergebnissen läßt sich also eine Beteiligung des Plasmas an der Störung der Tetradenbildung nicht nachweisen. Sie dürften im wesentlichen durch unterschiedliche Chromosomenstrukturen der einzelnen Sippen hervorgerufen werden, die im einzelnen noch durch zytologische Untersuchungen aufgeklärt werden müssen.

Tabelle 13.

hirsutum-Kreuzung	Prozentsatz an gestörten Tetraden			Prozentsatz an Pflanzen mit völlig normaler Tetradenteilung	Variationsbereich der Störungen (% gestörter Tetraden)
	Monaden	Dyaden	Triaden		
Xanthi × München . .	?	?	?	?	
München × Xanthi . .	-15,7±3,32	5,1 ±1,07	3,4 ±0,77	6,7 ±6,4	0—64
Wien × München . . .	4,2 ±1,99	0,4 ±0,20	0,2±0,09	70,0 ±10,2	0—36
München × Wien . . .	7,9 ±4,18	0,6 ±0,25	0,2 ±0,09	70,0 ±10,2	0—52
Stuttgart × München .	2,7 ±0,94	1,0 ±0,23	0,2 ±0,08	45,8 ±10,1	0—16
München × Stuttgart .	1,6 ±0,54	0,3 ±0,16	0,3 ±0,12	52,2 ±10,4	0—12
Attika × München . .	?	?	?	?	
München × Attika. . .	0	0	0	100%	0

Zusammenfassung und Schluß.

Bei *Epilobium* sind 2 Gruppen von Reziprokenunterschieden bekannt geworden: Solche, die darauf beruhen, daß in der einen Kreuzungsrichtung Pollensterilität auftritt und solche, in denen Störungen des Gesamtwuchses vorkommen. Nachdem in früheren Untersuchungen, hauptsächlich an der *hirsutum*-Sippe Jena, ausführlich die Entstehung von Reziprokenunterschieden der vegetativen Entwicklung untersucht wurde, werden die Versuche hier auf die *hirsutum*-Sippen ausgedehnt, die sich scheinbar durch ganz anders geartete Reziprokenunterschiede, durch solche der Pollenfertilität kennzeichnen lassen.

Allen F_1-Bastarden mit dem Plasma der *hirsutum*-Sippe Xanthi ist eine Tendenz zur Pollensterilität eigen. In ähnlicher Weise lassen sich auch die Bastarde mit dem Plasma der *hirsutum*-Sippen Attika, Kew *albiflorum*, Erlangen und Insel *candidum* kennzeichnen. Trotz dieser gleichartigen Entwicklungstendenz sind die Plasmone dieser Sippen aber nicht miteinander identisch.

Wesentlich ist nun, daß im Plasma der *hirsutum*-Sippe Attika bei starken Entwicklungsstörungen zu der Pollensterilität Störungen der vegetativen Phase hinzutreten, wie sie auch für das *hirsutum* Jena-Plasma kennzeichnend sind. Dieselben Störungen lassen sich auch durch geeignete Genkombinationen im Xanthi-Plasma auslösen. Demnach lassen sich die Reziprokenunterschiede nicht in zwei prinzipiell voneinander verschiedene Gruppen einteilen. Die in die Augen fallenden Wirkungen der einzelnen Plasmen sind also nicht für die einzelnen Plasmone spezifisch. Es scheinen die verschiedenen Plasmone im großen und ganzen gesehen qualitativ gleiche Effekte hervorzurufen. Sie unterscheiden sich nur darin, daß sie diese Effekte in verschiedenem Ausmaße und in verschiedener Reihenfolge verursachen. Sie gleichen darin den einzelnen Genomen, die die Reziprokenunterschiede zwar in quantitativ verschiedenem Ausmaße auslösen, aber in ihrer Art nicht abändern können.

Nachdem im allgemeinen die Art der Reziprokenunterschiede weder für die einzelnen Gene und Genome, aber auch nicht für die verschiedenen Plasmone spezifisch sind, dürften sie ein Ausdruck der Struktur des genetischen Gesamtsystems sein. Reziprokenunterschiede entstehen, wenn die von Mutter und Vater gelieferten Partner dieses Systems in ihrer Eigenart nicht zueinander passen. Die Entwicklungsstörungen, die dann entstehen, werden aber vorwiegend durch das Nichtfunktionieren des Systems, durch dessen Schwächen, weniger von der Eigenart der Systemglieder bestimmt, obwohl gerade deren Spezifität das Versagen des Systems veranlaßt. Das Plasmon würde in diesem Falle nicht bestimmte Eigenschaften oder Entwicklungsstörungen vererben, sondern vor allen Dingen die Fähigkeit, mit bestimmten anderen Systemgliedern gut, schlecht oder gar nicht zusammenarbeiten zu können. Auf welchen spezifischen Eigenschaften diese Fähigkeiten beruhen, ist zur Zeit nicht bekannt. Diese Eigenschaften der Systemglieder werden durch die des Systemganzen verdeckt.

Es gilt also zur Zeit, von den system-bedingten Reziprokenunterschieden loszukommen und durch eine Entwirrung der verschiedenen Reaktionsketten näher an das Plasmon heranzukommen oder aus den weniger auffälligen Differenzen zwischen den einzelnen Systemwirkungen auf Unterschiede der Plasmone zu schließen. Die Untersuchungen an den *hirsutum* Jena-ähnlichen Plasmonen ließen mehrfach qualitative Unterschiede zwischen den Entwicklungstendenzen der einzelnen Plasmen erkennen. Ob diese schon direkt auf unterschiedliche

Plasmonwirkungen zurückgehen, muß offen bleiben. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß es sich auch hier noch um Unterschiede der Systeme handelt, die nur in einer anderen Ebene liegen. In engerem Zusammenhang mit den Plasmonunterschieden könnten die zahlreichen quantitativen Unterschiede stehen, die sich beim Zusammenwirken der verschiedenen Plasmen mit bestimmten Genomen zu erkennen geben oder die Unterschiede, die in der Reihenfolge auftreten, in der die einzelnen, an sich gleichen Entwicklungsstörungen auftreten.

Wenn die Reziprokenunterschiede durch das genetische Gesamtsystem bestimmt werden, ist es verständlich, daß ihr Ausmaß auch von seiten des Genoms her beeinflußt wird. Ein Reziprokenunterschied kann nicht nur fehlen, wenn die beiden verwendeten Plasmone einander identisch sind oder auf verschiedenem Wege einen gleichen Effekt hervorrufen, er kann auch fehlen, wenn die Genomreaktionen innerhalb ihres normalen Reaktionsbereiches ablaufen können, d. h., wenn die Gene nicht auf die Plasmaunterschiede ansprechen. Ein Reziprokenunterschied kann weiterhin fehlen, wenn das eingekreuzte Genom zwar Entwicklungsstörungen auslöst, aber in der F_1 in dieser Wirkung durch das plasmaeigene Genom kompensiert wird, wenn es diesem gegenüber in seiner Gesamtheit gleichsam rezessiv ist. Es treten dann erst in der F_2 und besonders bei der Rückkreuzung Entwicklungsstörungen auf (Insel *candidum* × Caen, Kew *albiflorum* × Wien). Nur bei einer gleichsam dominanten Wirkung des gesamten eingekreuzten Genoms treten schon in der F_1 ± große Reziprokenunterschiede auf. Dabei wird die Wirkung des Gesamtgenoms durch das Produkt der einzelnen Genwirkungen bestimmt. Es können auch Genome, die als Ganzes weder in der F_1 noch im homozygoten Zustand z. B. nach ihrer vollständigen Einkreuzung in das fremde Plasma eine Störung hervorrufen, in der F_2 aber nach Umkombination der Gene plasmaempfindliche, störungsauslösende Genkombinationen (Insel *candidum* × Jena) liefern. Solche Beziehungen der Gene untereinander sind an sich nichts Neues. Bemerkenswert ist dabei nur, daß nach den bisher durchgeführten Versuchen alle die zahlreichen Gene der Genome in bezug auf die Auslösung der plasmatischen Entwicklungsrichtung zwar eine quantitativ verschiedene, aber meist qualitativ unspezifische Wirkung haben und die plasmatische Entwicklungstendenz in der Regel nur verstärken oder abschwächen. Es kann aber die Wirkung eines bestimmten Genes in bezug auf die Reaktion gegenüber verschiedenen Plasmonen von wechselnder Intensität sein. Es lösen z. B. die Genome und Gene einzelner Sippen die im Jena-Plasma auftretenden Stauchungen in anderem Ausmaße aus als im Xanthi-Plasma die Pollensterilität. Wirkungseffekt und Wirkungsintensität der Gene ist also in hohem Maße auch vom zytoplasmatischen Reaktionssubstrat, d. h. vom gesamten System, an dem auch das Plasmon indirekt in spezifischer Weise beteiligt ist, abhängig.

Durch diese Ergebnisse wird der Schluß nahegelegt, daß die Gene neben ihrer wohl an die verschiedenen Alleltypen gebundenen spezifischen, systemmodifizierenden, noch eine häufig unspezifische system-erhaltende Bedeutung haben. Während bei den meisten genetischen Untersuchungen das Hauptgewicht auf die spezifische Wirkung der Gene bzw. Genunterschiede gelegt und dabei die Bedeutung des gesamten genetischen Systems und der in ihm zur Geltung gelangenden, übrigen genetischen Elemente vernachlässigt wurden, tritt umgekehrt bei einer analogen Untersuchung der Plasmonunterschiede die Spezifität des genetischen Effekts in den Hintergrund.

Diese bei einzelnen *Epilobium hirsutum*-Sippen genauer untersuchten Beziehungen von Plasmon und Genom haben nach den bisher durchgeführten Untersuchungen zum mindesten bei *Epilobium* weitere Gültigkeit. Wenn in einzelnen Kreuzungen Reziprokenunterschiede auch durch die Wirkung einzelner oder weniger Gene entstehen (z. B. *deformatum*-Gen, Michaelis 1939), so ist dies ein auch in den allgemeinen Rahmen passender Spezialfall. Nachdem neuerdings Villerts (1942) über ganz ähnlich zu deutende Kreuzungsergebnisse bei reziprok verschiedenen *Begonia*-Bastarden berichtete, ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß den bei *Epilobium* beobachteten Verhältnissen eine allgemeine Gültigkeit zukommt.

Literatur.

Michaelis, P.: Erhöhte Wachstumsintensität und Pilzresistenz durch Plasmavererbung sowie über die Bedeutung des Plasmas bei Kreuzungsschwierigkeiten. Züchter **7**, 74 (1935). — Über den Einfluß des Plasmons auf die Manifestation der Gene. Z. Vererbungslehre **77**, 548 (1939). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 187 (1940). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. II. Über die Konstanz des Plasmons der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 223 (1940). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Z. Vererbungslehre **78**, 295 (1940). — Michaelis, P. u. M. v. Dellingshausen: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. IV. Weitere Untersuchungen über die genischen Grundlagen der extrem stark gestörten Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **80**, 373 (1942). — Michaelis, P.: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. Z. Vererbungslehre **80**, 429 (1942). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VI. In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt? Z. Vererbungslehre **80**, 454 (1942). — Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmonunterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Biol. Zbl. **62**, 170 (1942). — Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. Vortrag, gehalten in der November-Sitzung der Deutsch. bot. Ges. 1944. — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihm ähnlichen Plasmone. Z. Vererbungslehre **82**, 343 (1948). — Ross, H.: Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der Reziprokenunterschiede. I. Die Aktivität der Peroxydase in reziproken *Epilobium*-Bastarden mit der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **79**, 503 (1941) — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. II. Über das photoperiodische Verhalten von *Epilobium hirsutum*, dem Typus einer Pflanze mit winterlicher Rosettenbildung. Planta (Berl.) **32**, 447 (1942). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. III. Über die jährliche Variation der Peroxydaseaktivität bei *Epilobium hirsutum* und die Unterschiede bei den Sippen. Planta (Berl.) **33**, 161 (1943). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. IV. Über die unterschiedliche Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängen-abhängigen und anderen Wuchsformen. Z. Vererbungslehre **82**, 98 (1948). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. V. Über die Peroxydaseaktivität in gehemmten und ungehemmten Wuchsformen reziproker *Epilobium*-Bastarde mit der *hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **82**, 187 (1948). — Villerts, A.: Über die Verschiedenheit reziproker Artbastarde in der Gattung *Begonia*. J. Genet. **43**, 223 (1942).

Botanisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

DAS VERHALTEN RÖNTGENINDUZIERTER VIERERRINGE MIT GROSSEN INTERSTITIELLEN SEGMENTEN BEI OENOTHERA HOOKERI.

Von

HANS MARQUARDT.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. November 1947.)

Einleitung.

Über das Zustandekommen und das zytologische Verhalten von Formen, welche neben einem unveränderten ein mit Translokationen versehenes Genom besitzen, liegt eine große Fülle von Untersuchungen vor. In einer theoretischen Arbeit (MARQUARDT 1941) haben wir versucht, wenigstens für Pflanzen die Einzelheiten zu einem geschlossenen Bild zusammenzufassen. Bei der Besprechung der meiotischen Besonderheiten von Translokationsheterozygoten, wie sie nach induzierter Translokation oder phylogenetisch bei mehreren Gattungen auftreten, haben wir damals nur kurz die Ergebnisse DARLINGTONS und seiner Schule zusammengefaßt, ohne darüber hinausgehende, eigene Beobachtungen zu besitzen.

In der Zwischenzeit sind uns aber bei der Untersuchung von 22 *Oenothera-Hookeri*-Pflanzen mit röntgeninduzierten Translokationen zwei Individuen begegnet, welche zwar zwei Translokationen in Gestalt zweier Viererringe in der Meiosis besaßen. Es traten aber in einer Anzahl von Zellen bei beiden Pflanzen abweichende Konfigurationen auf, die zunächst nicht dazu paßten und bisher bei Viererring-Formen noch nicht beachtet wurden.

Die karyologische Untersuchung dieser beiden Pflanzen wird zeigen, daß alle Abweichungen nur auf einen der beiden vorhandenen Viererringe zurückgehen. Dadurch ist es aber möglich, bei aller Vielfalt der aberranten Erscheinungen zu einer zentralen Deutung zu kommen, welche mit ganz wenigen Voraussetzungen arbeitet, von denen die wichtigste die besondere Länge der „interstitiellen Segmente" (DARLINGTON 1936, MARQUARDT 1941) darstellt. Ausgehend von diesem speziellen Fall haben wir daher im theoretischen Teil die Gelegenheit benützt, gleichzeitig mit der Entwicklung dieser Deutung die Frage nach dem meiotischen Verhalten der Viererringe und ihrer interstitiellen Segmente von neuem aufzurollen. Hierdurch wird eine Erweiterung unserer Einsichten gegenüber dem von DARLINGTON und seiner Schule erarbeiteten und von uns 1941 dargestellten Stand dieses Problems erzielt.

1. Material und Methode.

Es wurden reife Pollen der *Oenothera Hookeri* aus den Kulturen von Herrn Prof. OEHLKERS, für deren Überlassung freundlichst gedankt sei, mit 4500 bzw. 5500 r bestrahlt und damit kastrierte, unbehandelte Blüten derselben Art bestäubt. Von den Pflanzen der F_1 dieser Bestäubung wurden Knospen teils in Bouin-Cleland fixiert, 30 μ mit dem Mikrotom

geschnitten und mit Gentianaviolett nach OEHLKERS (1940/41) gefärbt, teils in einem Alkohol-Eisessiggemisch 2 : 1 fixiert und als Essigsäurekarmin-Quetschpräparate verarbeitet. Dauerpräparate stellten wir davon nach der modifizierten LORBEERschen Celloidinhautmethode her (MARQUARDT 1947). In der F_1 aus einer Bestrahlung mit 5500 r erwies sich die Pflanze A, in der F_1 aus 4500 r-Bestrahlungen die Pflanze B als aberrant. Da wir in diesen Aufzuchten derartige Abweichungen nicht erwarteten, haben wir von beiden Pflanzen nur 3 Präparate mit Diakinesen hergestellt.

Optik: Zeiß-Forschungsmikroskop 100× Ölimmersion Seibert, Kompensations-Okulare 10×, 15× pankratischer Kondensor. Busch-Zeichenprisma.

2. *Phänotypisches und genetisches Verhalten der Pflanzen.*

Die Pflanze A aus der Aufzucht von 1937 aus röntgenbestrahlten Pollen (5500 r) und unbehandelten Eizellen zeigte in sämtlichen Organen starke morphologische Abweichungen und wurde als „Totalabweicher" klassifiziert. Ihre genaue Beschreibung wird an anderer Stelle gegeben werden (MARQUARDT, unveröffentlicht). Sie besitzt eine 75—80%ige Pollensterilität, wobei die Grenze zwischen guten und schlechten Pollenkörnern, wie meist bei *Oenothera*, scharf ist. Es fällt aber unter den Pollen mit normalem Stärkegehalt eine größere Anzahl zweistatt dreilappiger Körner auf. Bei sehr geringem Samenansatz ergaben Selbstungen nur Normalpflanzen (41 Normalindividuen, 1 Rosette), welche durchweg voll pollenfertil waren.

Die Pflanze B (4500 r) aus der Aufzucht von 1938 war zwar in ihrem Phänotyp normal, gehörte jedoch zu der Gruppe der Spätentwickler. Hierunter fassen wir alle die Pflanzen zusammen, welche verspätet zu schießen beginnen und nicht die Größe der Kontrollpflanzen erreichen. Sie stellen in ihrer Mehrzahl chromosomal aberrante Typen dar und zeigen häufig Störungen der Pollenfertilität. Dementsprechend war auch diese Pflanze zu 65—70% pollensteril, wobei die guten und schlechten Körner im Gegensatz zu den sonstigen Fällen nicht ganz scharf von einander unterschieden waren. Selbstungen dieser Pflanze ergaben bei geringem Samenansatz normale Nachkommen (44 Normalindividuen, 2 Spätentwickler). Die Pollensterilität dagegen blieb mit etwa 50% bestehen, auch hier mit der unscharfen Grenze zwischen leeren Körnern und Stärkepollen.

3. *Die Konfiguration.*

Beide Pflanzen besitzen statt der normalen 7 Bivalente in der Diakinese der Meiosis zwei Viererringe und drei Bivalente. Es liegen somit je zwei röntgeninduzierte Translokationen vor. Unter 78 analysierten Zellen ist bei der Pflanze A die volle Konfiguration 42mal (53,8%) erkennbar, in den übrigen Fällen ist meist nur 1 Ring vorhanden, während der andere in Zweier- und Einer-Gruppen durch Bindungsausfall auseinandergenommen ist. Bei der Pflanze B finden sich die beiden Ringe nur 4mal (6,7%) komplett, 9 Zellen führen überhaupt keine höheren Verkettungen als Zweiergruppen (vgl. Tabelle 1).

Während es sich hierbei lediglich um die bekannten Varianten handelt, welche Chromosomenverkettungen infolge Chiasma- bzw. Bindungsausfalls erfahren können, zeigen beide Pflanzen außerdem übereinstimmende Chromosomenverbindungen, welche bisher nicht bei Formen mit 2 Viererringen gefunden wurden. Es handelt sich um die folgenden Konfigurationstypen, deren Häufigkeiten Tabelle 1 zusammenfaßt:

Tabelle 1. *Der Diakinesezustand von Oenothera-Hookeri-Pflanzen mit abweichenden Konfigurationen aus den Röntgenaufzuchten von 1937 und 1938.*

Pflanze	Volle Normalkonfigurationen		Durch Bindungsausfall unklare Konfigurationen		Abweichende Konfigurationen				S
					Quadrivalente und ähnliches		Scheinbare Rücktranslokationen		
		%		%		%		%	
A	42	53,8	11	14,1	7	9,0	18	23,1	78
B	4	6,7	25	41,6	4	6,7	27	45,0	60

a) Viererring mit einem interstitiellen Chiasma zwischen benachbarten Chromosomen (Abb. 1). Diese Figur, bei der alle Endbindungen in dem betroffenen Ring realisiert sind, ist zu verstehen als die Folge einer Chiasmabildung in einem der beiden interstitiellen

Abb. 1. *Oenothera Hookeri*, Pflanze A. Diakinese mit einem interstitiellen Chiasma in dem Viererring aus großen Chromosomen und dem Nukleolen-Chromosom. Gentianaviolett. Vergr. etwa 3800×.

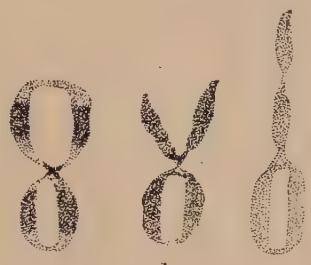


Abb. 2a—c. *Oenothera Hookeri*, Pflanze B. Quadrivalentähnliche Konfigurationen, entstanden durch Terminalisation der Chiasmen im interstitiellen Segment. a Alle Endbindungen realisiert, b und c mit Chiasmaausfall in verschiedenen Endsegmenten. Essigsäurekarmin. Vergr. etwa 3500×.

Segmente, d. h. innerhalb der Chromosomenstrecke zwischen Centromer (Insertionsstelle) und Translokationspunkt zweier Chromosomen, welche mit zwei weiteren in der kreuzförmigen Paarungsfigur des Pachytäns zusammengeschlossen sind (vgl. Abb. 5). Der Konfigurationszustand der Diakinese ist in dieser Gestalt bereits bei *Pisum* durch Sansome (1932, 1933) beschrieben worden. Darlington (1936, 1937) fand ähnliche Bilder in höheren Verkettungen bei *Oenothera*. Marquardt (1941) behandelte in einer theoretischen Arbeit diese Konfigurationen erneut.

b) Quadrivalentähnliche Konfigurationen, welche sich aus einem Viererring mit interstitiellen Chiasmen durch Terminalisation der letzteren ergeben (Abb. 2). *Diese Beobachtung widerspricht der bisherigen Annahme, nach der Chiasmen nicht über einen Translokationspunkt als Ort eines Homologiewechsels hinweg terminalisieren können* (Darlington 1937); Chiasmen in interstitiellen Segmenten sollten demnach zwangsläufig in allen Stadien bis zur Anaphase interstitiell bleiben. Dadurch aber, daß Konfigurationen in der Art der Abb. 2a gar nicht anders verstanden werden können, als durch Terminalisation des Zustandes von Abb. 1, lassen sich noch weitere Bilder hier anschließen, welche aus Abb. 2a,

durch Ausfall von einer oder mehrerer der vier vorhandenen Endbindungen abzuleiten sind (Abb. 2b und c). Im einzelnen ist es dadurch oft schwierig, die ursprüngliche Ringherkunft dieser Konfigurationen noch zu sehen; tatsächlich finden sich bei den Pflanzen A und B auch gar nicht alle Möglichkeiten realisiert, sondern es herrscht der Zustand der Abb. 2b deutlich vor.

c) Scheinbare Rücktranslokationen. Ein Individuum mit zwei Viererringen in der Diakinese der Meiosis kann maximal drei geschlossene Bivalente besitzen, denn auch wenn einer oder beide Ringe durch Bindungsausfall auseinandergenommen sind, können bestenfalls außer Univalenten und Dreiergruppen Chromosomenpaare entstehen, welche „offenen", d. h. in einer der beiden Endbindungen geöffneten Bivalenten gleichen. Es ist also z. B. möglich, daß eine Diakinese einen geschlossenen Viererring, drei geschlossene Bivalente und zwei „geöffnete Bivalente" enthält, welche den in Zweiergruppen zerfallenen zweiten Viererring darstellen.

Abb. 3a u. b. *Oenothera Hookeri,* Diakinese. a der Pflanze A; geschlossener Viererring aus kleinen Chromosomen, der große Viererring als ein geöffnetes Bivalent mit Nukleolen-Chromosom und als ein geschlossenes Bivalent. Gentianaviolett. Vergr. etwa 3500×. b der Pflanze B; ein Viererring geschlossen, der zweite in Form von zwei geschlossenen Bivalenten. Essigsäurekarmin. Vergr. etwa 3500×.

Tatsächlich fanden wir aber Diakinesen, welche neben *einem* Viererring *vier* geschlossene Bivalente und nur ein einziges geöffnetes enthielten (Abb. 3a), und zwar bei Pflanze A in 23,1% und bei B in 23,3% der Fälle. Bei der Pflanze B traten dazu noch in weiteren 21,7% der Zellen Kerne mit *einem* Viererring und fünf *geschlossenen* Bivalenten auf (Abb. 3b, vgl. Tabelle 1); sie boten also die Konfiguration einer Form mit nur einem einzigen Viererring.

Beide abweichenden Bilder könnten am einfachsten durch Rücktranslokationen erklärt werden, indem in einem der beiden Viererringe die reziprok translozierten Segmente wieder in ihre ursprüngliche Position zurückgekehrt wären und damit echte Bivalentbildung möglich wäre. Derartig spontane Rücktranslokationen sind aber bei *Oenothera* sehr seltene Ereignisse und können mit der beobachteten Häufigkeit nicht eintreten. Es muß für diese Konfigurationen daher nach einer anderen Deutung gesucht werden.

d) Bivalente mit interstitiellen Chiasmen. Bei der Pflanze A ist in 0,7% und bei Pflanze B in 1,8% der Diakinesezellen je ein einziges Bivalent mit einem interstitiellen Chiasma versehen (Abb. 4). Da bei *Oenothera Hookeri* die Terminalisation stets eine vollständige ist, muß dieser Prozentsatz als abnorm gewertet werden.

4. *Der Bindungszustand.*

Pflanzen der *Oenothera Hookeri* mit röntgeninduzierten Translokationen besitzen durchweg einen geringen Bindungsausfall, welcher sich in den für Viererringformen üblichen Grenzen hält. Allein die beiden hier besprochenen Translokationsindividuen verhalten sich anders. Die Pflanze A enthält statt den 14 möglichen Endbindungen je Zelle im Durchschnitt nur 12,8. 8,5% der möglichen Endbindungen sind somit ausgefallen. Die Pflanze B besitzt mit einem Durchschnittswert von 11,9 Endbindungen einen Ausfall von 14,8% (Tabelle 2). Beide Prozentsätze sind für *Oenothera Hookeri* recht hoch (vgl. MARQUARDT 1937). Aus diesem Bindungsverhalten heraus erklärt sich die Tatsache, daß bei der Pflanze B nur so wenige Zellen die volle Konfiguration mit zwei Vierergruppen erkennen lassen (vgl. Tabelle 1).

Diejenigen Zellen, welche nur *eine* Endbindung gelöst haben, lassen am einfachsten entscheiden, in welchem Umfang Bivalente und Ringe vom Bindungs-

Abb. 4a u. b. *Oenothera Hookeri*, Pflanze B. a Diakinesebivalent, b Metaphasebivalent mit interstitiellen Chiasmen aus Zellen mit einem geschlossenen Viererring, der andere als zwei bzw. ein geschlossenes Bivalent. Essigsäurekarmin. Vergr. etwa 3500×.

ausfall betroffen werden. Wäre an jedem Chromosomenende die Wahrscheinlichkeit, eine Bindung zu lösen, gleich groß, müßten Kerne mit offener Viererkette (1 geschlossener Ring, 1 offene Kette, 3 geschlossene Bivalente) zu Kernen mit einem geöffneten Bivalent (2 geschlossene Ringe, 2 geschlossene, 1 offenes Bivalent) im Verhältnis von 8:6 vorhanden sein. Auf 36 analysierte Zellen der Pflanze A umgerechnet fänden sich dann 20,6 Zellen mit Viererkette und 15,4 Zellen mit einem geöffneten Bivalent. Tatsächlich treten aber 34mal Viererketten und nur 2mal geöffnete Bivalente auf. Es sind somit mindestens bei dieser Pflanze vorwiegend die Ringe und nicht die Bivalente am Bindungsausfall beteiligt.

5. *Chromosomenmorphologische Feststellungen.*

Die Möglichkeiten chromosomenmorphologischer Feststellungen sind bei *Oenothera* recht beschränkt (MARQUARDT 1937). Bei der Pflanze A liegen aber besonders günstige Umstände vor, welche die beiden Ringe voneinander unterscheiden lassen: einmal ist das Nukleolen-Chromosomenpaar in einen Ring einbezogen und die Lagebeziehung von SAT-Chromosomen und Nukleolus erhält sich in zahlreichen Kernen bis in die Diakinese. Zum anderen enthält derselbe Ring eines der Bivalente der großen Größenklasse, während der zweite Ring nur aus Chromosomen der mittleren und kleinen Klasse aufgebaut

Tabelle 2. *Der Bindungszustand der Oenothera-Hookeri-Pflanzen mit abweichenden Konfigurationen aus den Röntgenaufzuchten von 1937 und 1938.*

Pflanze	Anzahl der Endbindungen						S	Mittelwert	% gelöster Bindungen
	14	13	12	11	10	9			
A	5	54	18	1	0	0	78	12,8	8,5
B	9	10	22	8	9	2	60	11,9	14,8

ist (Abb. 1). Unter 26 sicher analysierten Fällen zeigt sich nun 18mal der „Nukleolusring" geöffnet und nur einmal geschlossen. Umgekehrt ist der „kleine Ring" durchweg geschlossen.

Der frühere Befund: den Bindungsausfall verursachen vorwiegend die Ringe, läßt sich daher jetzt präzisieren: nur der Nukleolusring der Pflanze A öffnet in besonderem Maße Bindungen.

Der lagemäßige Zusammenhang von SAT-Chromosomen und Nukleolus läßt darüber hinaus eine Aussage zu, ob alle Bindungen des Ringes gleichmäßig öffnungsbereit sind, oder nur ein einzelnes Chromosomenende. Öffnet sich die Bindung an den SAT-Schenkeln der Chromosomen, befindet sich der Nukleolus am Ende der Viererkette; öffnet sich an den 3 übrigen Chromosomenenden eine Bindung, liegt der Nukleolus seitlich einem inneren Chromosom der Kette an. Unter 20 analysierten Fällen ist nun 19mal die Öffnung am Nukleolus-Ende und nur 1mal an den übrigen Chromosomenenden erfolgt. Löste sich jede Endbindung des Ringes mit derselben Wahrscheinlichkeit, betrüge das Verhältnis nicht, wie beobachtet, 19:1, sondern 5:15.

Innerhalb des Nukleolusringes wird somit praktisch der gesamte Bindungsausfall von dem SAT-Ende der Nukleolenchromosomen bestritten.

Weiter läßt sich noch feststellen, daß auch die abweichenden Konfigurationen mit großer Wahrscheinlichkeit von dem nukleolenführenden Ring sich herleiten: an 7 Quadrivalentkonfigurationen ist 2mal das Nukleolenchromosom beteiligt; ferner ist von 10 Zellen mit 4 statt 3 geschlossenen Bivalenten und nur einer Vierergruppe von Chromosomen 7mal das einzige geöffnete Bivalent das Nukleolenchromosom, wobei jedesmal der Nukleolus am offenen Bivalent-Ende liegt. Schließlich führt keine Diakinese gleichzeitig den Nukleolusring und eine abweichende Konfiguration.

Diese chromosomenmorphologischen Befunde zeigen somit, daß bei der Pflanze A sowohl der hohe Bindungsausfall wie die abweichenden Konfigurationen auf eine Besonderheit an nur *einem* der vorhandenen Viererringe zurückzuführen sind. Wenn wir für die Pflanze B dieselben Verhältnisse annehmen, muß es möglich sein, eine karyologische Deutung zu finden, aus der heraus sich alle beobachteten Abweichungen einschließlich der etwa 70%igen Pollensterilität dieser Pflanzen herleiten lassen. Eine derartige Deutung wird in allgemeiner Form in den folgenden Abschnitten entwickelt.

Die Deutung des abweichenden karyologischen Verhaltens.

a) Die Grundlagen.

Um zu allgemein für Viererringe gültigen Aussagen zu kommen, ist es zweckmäßig, die Besonderheit von *Oenothera* — den Besitz von Heterochromatin — zunächst außer acht zu lassen und mit rein euchromatischen Chromosomen zu operieren. Wir gehen daher von der Annahme aus, zwischen zwei euchromatischen Chromosomen A und B mit ungefähr gleicher Länge, medianen Insertionsstellen und mit den bei *Oenothera* üblichen Endenbezeichnungen 1.2 bzw. 3.4 ereigne sich eine euzentrische, reziproke, chromosomale Translokation. Die Endenkonstitution der translozierten Chromosomen A′ und B′ sei dann 1.4 bzw. 2.3. Der Angelpunkt für alles folgende ist aber die zusätzliche Annahme,

daß die ausgetauschten Segmente besonders kurz sind, d. h. der Translokationspunkt nahe dem Chromosomenende und in größerer Entfernung von der Insertionsstelle liegt.

Ist, wie bei unseren untersuchten Pflanzen, die Translokation in heterozygotem Zustand vorhanden, erfolgt im Pachytän der Meiosis die typische Kreuzpaarung zwischen den translozierten Chromosomen (A′ B′) und den untranslozierten homologen Chromosomen (A B, Abb. 5). In dieser Figur bezeichnen wir die Chromosomenstrecken vom Chromosomenende zur Insertionsstelle bzw. zum Translokationspunkt als *Endsegmente*, diejenigen von der Insertionsstelle zum Translokationspunkt als interstitielle Segmente (Darlington 1936, Marquardt 1941), welche im 1.2- bzw. 1.4-Chromosom der Abb. 5 mit *a*, im 3.4- bzw. 2.3-Chromosom mit *b* bezeichnet sind. *Bei den getroffenen Annahmen sind somit die zwei interstitiellen Segmente besonders lang, zwei der vier Endsegmente dementsprechend besonders kurz.*

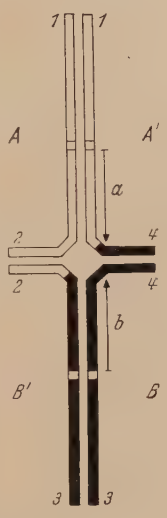


Abb. 5. Schema der Paarungsfigur einer heterozygoten, reziproken Translokation mit großen interstitiellen Segmenten, die entsprechenden Endsegmente kurz. *A*, *B* untranslozierte Chromosomen, *A′*, *B′* translozierte Chromosomen. *1*, *2*, *3*, *4* Bezeichnung der Enden. *a*, *b* (Länge der Pfeile): Interstitielle Segmente. Ausgesparte Stelle in den Chromosomen: Insertionsstelle.

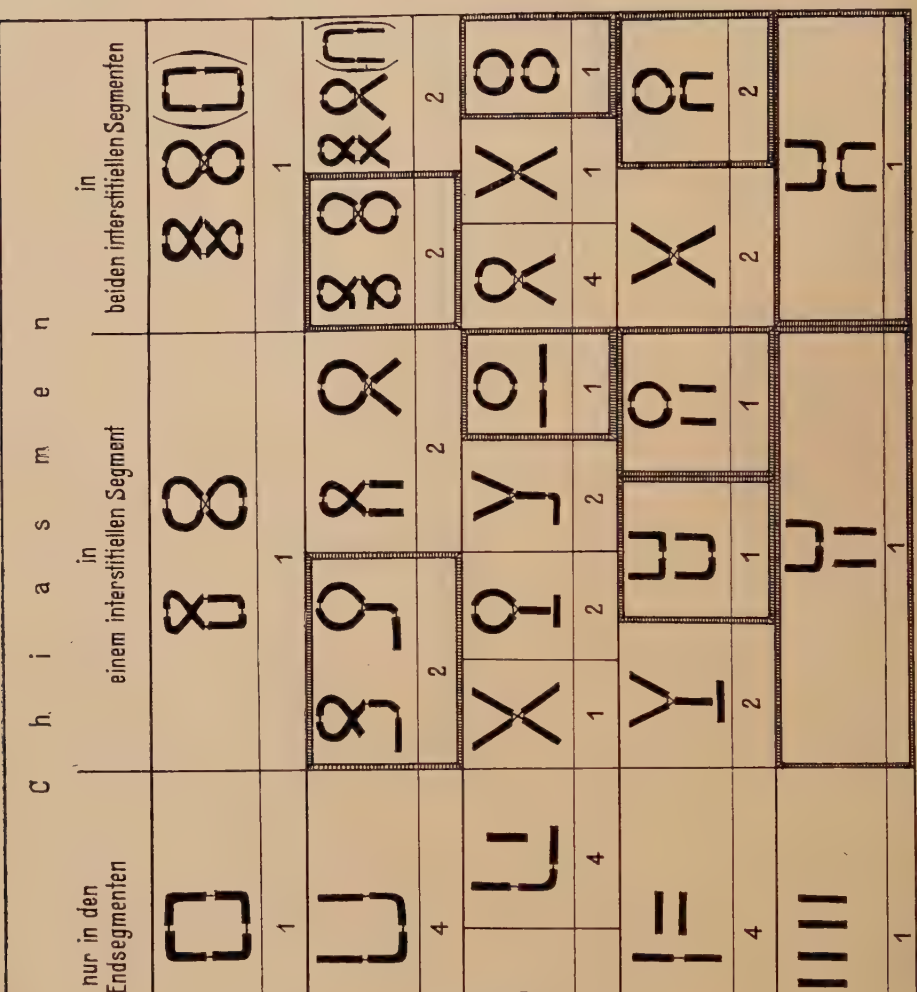
Die Diakinesekonfiguration ist nun abhängig von dem Ort, der Anzahl und dem Terminalisationsverhalten der an einer solchen Paarungsfigur möglichen Chiasmen. Wir nehmen hier an, im Maximalfall trete je Endsegment ein Chiasma ein, es finde vollständige Terminalisation statt und es resultiere daraus stets eine Endbindung. — Infolge der besonderen Länge der interstitiellen Segmente ist auch hier Chiasmabildung zu erwarten. Dabei nehmen wir der Übersichtlichkeit halber an, in jedem interstitiellen Segment sei maximal ein Chiasma möglich. Derartige „Chiasmen im interstitiellen Segment" werden zur sprachlichen Vereinfachung im folgenden als „interstitielle Chiasmen" bezeichnet. Sie sollen nach bisheriger Auffassung (Darlington 1937) keine Möglichkeit zur Terminalisation haben, da die Stelle des Homologiewechsels auf den Chromatiden dies nicht zulassen sollte. Bei den vorliegenden Pflanzen ist aber offensichtlich doch eine Terminalisation möglich (vgl. Abb. 2); es werden daher im folgenden auch die daraus resultierenden Konfigurationen entwickelt.

Unter diesen Voraussetzungen können nun die folgenden Gruppen von Diakinesekonfigurationen erwartet werden, welche sich aus der Pachytänfigur der Abb. 5 herleiten:

1. Chiasmen nur in einer wechselnden Zahl von Endsegmenten, interstitielle Segmente chiasmafrei. 16 verschiedene Möglichkeiten eines Bindungsausfalles verteilen sich auf 5 verschiedene, durchweg bekannte Konfigurationstypen (Abb. 6, 1. senkrechte Spalte). Bei 3 von ihnen ist der Ring in Zweier- und Einergruppen aufgelöst und von echten, geöffneten Bivalenten oder Univalenten nicht zu unterscheiden.

2. Chiasmen außer in Endsegmenten stets auch in einem der beiden interstitiellen Segmente. Bei gleichbleibender Zahl der Möglichkeiten eines Bindungsausfalles

der Endsegmente steigt durch das konstant gegebene Chiasma im interstitiellen Segment die Zahl der Konfigurationstypen stark an (Abb. 6, 2. senkrechte Spalte).


Anzahl gelöster Endbindungen
Chiasmen
nur in den Endsegmenten
in einem interstitiellen Segment
in beiden interstitiellen Segmenten
0
Anzahl Möglichkeiten
1
1
1
1
2
Anzahl Möglichkeiten
4
2
2
2

und im interstitiellen Segment a je ein Chiasma gebildet wird. Durch Terminalisation aller Endsegmente entsteht die Konfiguration der Abb. 7b, welche der beobachteten in Abb. 1 entspricht. Durch Terminalisation auch des interstitiellen Segmentes kommt es zu dem Zustand der Abb. 7c, d. h. zu dem beobachteten Quadrivalent der Abb. 2a. Aus dem Vorhandensein derartiger Konfigurationen sind wir also gezwungen, auch für interstitielle Chiasmen Terminalisation anzunehmen.

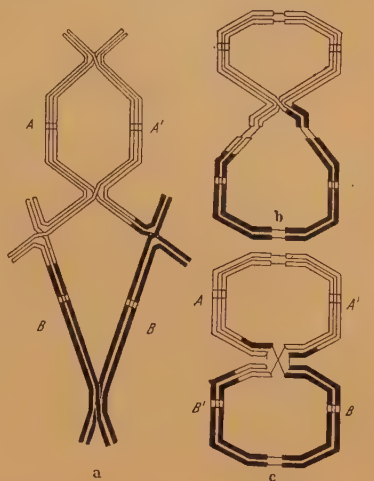


Abb. 7a—c. Schema eines Viererringes mit Chiasmabildung in allen Endsegmenten und im interstitiellen Segment a. a Diplotän; b Diakinese, interstitielles Chiasma unterminalisiert; c Diakinese, interstitielles Chiasma terminalisiert.

Wenn wir den Unterschied bei vorhandener bzw. fehlender Terminalisation des interstitiellen Chiasmas nicht rechnen, sind somit 10 verschiedene Konfigurationen denkbar. (In Abb. 6 ist in dieser und der folgenden Spalte nur für 0 und 1 ausgefallene Endbindungen der unterminalisierte Zustand angegeben.) Sieben von ihnen erscheinen eher als „Quadrivalentkonfigurationen" denn als Viererringderivate. Nur zwei stellen geöffnete Bivalente oder Univalente dar, zwei weitere Fälle dagegen ein geschlossenes und ein geöffnetes Bivalent (bzw. 2 Univalente), d. h. eine der bisher nicht deutbaren Abweichungen in unseren Pflanzen!

3. Chiasmen außer in Endsegmenten stets in beiden interstitiellen Segmenten. Die Anzahl der Konfigurationstypen ist gegenüber der zweiten Gruppe etwas zurückgegangen (Abb. 6, letzte senkrechte Spalte).

Als Beispiel entwickeln wir den Fall mit Chiasmen in beiden interstitiellen Segmenten und in allen Endsegmenten außer dem 3-Ende der Abb. 5. Aus der Diplotänfigur (Abb. 8a) entsteht durch Terminalisation nur der Endsegment-Chiasmen das Diakinesebild der Abb. 8b; bei Terminalisation auch der interstitiellen Chiasmen macht sich dagegen eine Komplikation bemerkbar: sind die zwei interstitiellen Chiasmen zwischen *verschiedenen* Chromatiden erfolgt oder, wenn sie zwischen identischen (regressiv) erfolgt sind, haben sich die Endbindungen ineinander gehängt, dann entsteht ein typisches Quadrivalent (Abb. 8c, der Verlauf der Endbindungen entspricht nicht dem Chiasmazustand der Abb. 8a und b). Sind aber die beiden interstitiellen Chiasmen regressiv und erfolgte jede Überkreuzung in einer eigenen Ebene, so daß ein Durcheinandergeraten der Endbindungen unmöglich ist, dann öffnet sich bei Terminalisation die Konfiguration zu einer offenen Viererkette (Abb. 8d).

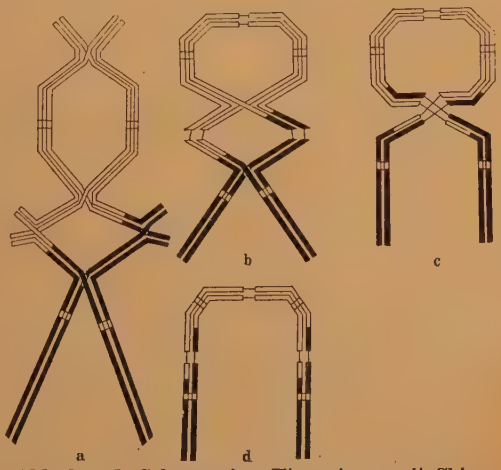


Abb. 8a—d. Schema eines Viererringes mit Chiasmabildung in 3 Endsegmenten und in beiden interstitiellen Segmenten. a Diplotän. b Diakinese mit unterminalisierten interstitiellen Chiasmen. c Diakinese mit terminalisierten interstitiellen Chiasmen, die Endbindungen nicht dem Chromatidverlauf von a und b entsprechend. d Diakinese mit terminalisierten interstitiellen regressiven Chiasmen; Chromatidverlauf a und b entsprechend, ohne Ineinanderhängen der Endbindungen.

Im Falle der Terminalisation aller Chiasmen entstehen somit maximal nur 3 Normalkonfigurationen, alle anderen tragen Quadrivalentcharakter. Nur an *einer* Diakinesefigur — an zwei geschlossenen Bivalenten — ist das Vorhandensein interstitieller Chiasmen in *beiden* Segmenten bemerkbar; sie stellt die einzige neue Konfiguration dar.

Die bisherige Darstellung nimmt auf die Tatsache keine Rücksicht, daß nicht alle Endsegmente gleich groß sind. Denn unsere Grundannahme einer besonderen Länge der interstitiellen Segmente hat zur Folge, daß die 2- und 4-Endsegmente der Grundfigur (Abb. 5) besonders kurz sind. Eine Chiasmabildung ist daher in den 1- und 3-Enden mit großer Wahrscheinlichkeit, in den 2- und 4-Enden dagegen mit wesentlich geringerer Wahrscheinlichkeit zu erwarten. Dadurch werden aber die in Abb. 6 zusammengestellten Konfigurationstypen nicht alle gleich häufig sein, sondern es werden die Fälle mit ausbleibender Chiasmabildung und entsprechend fehlenden Endbindungen in den 2- und 4-Endsegmenten bevorzugt sein müssen gegenüber den anderen Möglichkeiten. Die entsprechenden bevorzugten Konfigurationen sind daher in Abb. 6 umrandet.

b) Das Anaphaseverhalten der Konfigurationen.

Im vorhergehenden haben wir je nach der Lokalisation der Chiasmen in End- oder interstitiellen Segmenten drei verschiedene Konfigurationsgruppen unterschieden. In diesem Abschnitt ist es aber zweckmäßig, die entwicklungsgeschichtlich orientierte Einteilung zu verlassen und das Anaphaseverhalten der Konfigurationen an Hand einer zweiten, einfacheren Gliederung zu besprechen, welche sich aus ihrer äußeren Gestalt ergibt — der Gliederung in Normalkonfigurationen (Chiasmen nur in Endsegmenten) und in Quadrivalent- bzw. rücktranslokationsähnliche Konfigurationen.

1. Normalkonfigurationen. Von Viererringen und Ketten ist das Anaphaseverhalten bekannt, so daß eine summarische Wiederholung genügt: neben der regelrechten Verteilung aufeinander folgender Chromosomen zu entgegengesetzten Polen (Chromosom A+B, d. h. 1.2+3.4 bzw. A′+B′, d. h. 1.4+2.3) sind noch zwei andere Möglichkeiten gegeben, die zu durchweg nicht lebensfähigen Gonen führen (Chromosom A+A′ d. h. 1.2+1.4 bzw. B+B′ d. h. 3.4+2.3. Oder Chromosom A+B′ d. h. 1.2+2.3 bzw. A′+B, d. h. 1.4+3.4). In welcher Weise die Chromosomenverteilung durchgeführt wird, ist von den Besonderheiten des Objektes abhängig. *Oenothera* verteilt bei phylogenetischen und experimentell ausgelösten Ringen stets nur so, daß bei geringem Bindungsausfall ein merklicher Fertilitätsrückgang gegenüber normalen Pflanzen nicht stattfindet.

Zerfiel infolge stärkeren Chiasma-Ausfalls der Ring in eine Dreierkette plus 1 Univalent, ist als weitere Möglichkeit die Verteilung des Univalentes zu *zwei* Chromosomen aus der Kette gegeben. Damit entstehen *trisome* Gonen zweier Typen, indem entweder zum Normalgenom ein überzähliges translokalisiertes Chromosom (1.2+3.4+1.4) oder umgekehrt zum translozierten Genom ein normales tritt (1.4+3.2+1.2). Die entsprechenden hypohaploiden Gonen bei dieser Verteilungsweise der Chromosomen brauchen nicht besonders erwähnt zu werden, da hypodiploide, lebensfähige Pflanzen aus ihnen außerordentlich selten sind.

Liegen statt des Ringes zwei offene Bivalente vor, dann ist jede nicht zufallsgemäße Chromosomenverteilung, wie sie bei *Oenothera* im Ring die Regel ist, unmöglich. Es ist die Bildung der lebensfähigen Gonen 1.2, 3.4 bzw. 1.4, 2.3 und der nicht lebensfähigen 1.2, 2.3 bzw. 1.4, 3.4 gleich wahrscheinlich, d. h. es tritt ein Fertilitätsrückgang auf 50% ein. Dasselbe gilt in verstärktem Maße für die Konfigurationen mit noch höherem Bindungsausfall, unter denen der Extremfall, 4 Univalente, noch das Zustandekommen von doppelt trisomen Gonen ermöglicht.

2. Die Quadrivalent- und rücktranslokationsähnlichen Konfigurationen. Entscheidend für das Anaphaseverhalten dieser Konfigurationen ist die Tatsache, daß ein Chiasma im interstitiellen Segment nach Terminalisation in benachbarten Chromosomenenden Schwesterchromatiden *verschiedener* Herkunft hervorgebracht hat. Im Falle des Vorhandenseins eines einzigen interstitiellen Chiasmas sind zwei der vier miteinander verbundenen Enden einer Quadrivalentkonfiguration derartig beschaffen (Abb. 9). Zwei Verteilungsweisen sind aus dieser Ausgangslage in der Anaphase zu erwarten, A+B′/A′+B und A+B/A′+B′. (Die dritte Möglichkeit, A+A′ und B+B′ tritt bei der vorwiegenden Bivalentnatur der Konfiguration praktisch nicht ein.) In der zweiten Teilung resultieren aus beiden Verteilungsmöglichkeiten je zwei lebensfähige und zwei nicht lebensfähige Gonen (Abb. 9), d. h. es kommt zu 50%iger Sterilität!

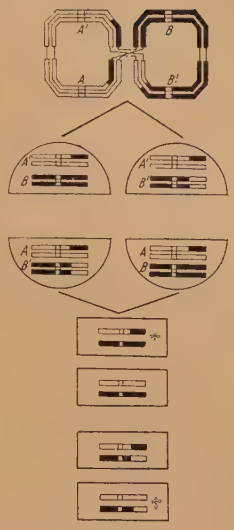


Abb. 9. Schema der Verteilungsweisen eines Viererringes mit Chiasma in einem interstitiellen Segment. Oberste Reihe: Ausgangskonfiguration entsprechend Abb. 7. Zweite horizontale Reihe: die beiden Verteilungen in Anaphase I. Unterste Reihe: Tetradenzustand nach Anaphase II. † = nicht lebensfähige Gonen.

Dasselbe gilt für die Konfigurationen mit Bindungsausfall. Die dabei noch zu erwartenden trisomen Gonen sind gegenüber denjenigen der vorhergehenden Gruppe um zwei Fälle bereichert, indem die Chromosomenzusammenstellungen 1.2+1.2+3.4 und 1.4+1.4+2.3 auftreten können.

Bei Chiasmabildung in beiden interstitiellen Segmenten besitzen alle in einem Punkt zusammenhängenden Enden der vollständigen Quadrivalentfigur verschiedene Schwesterchromatiden (Abb. 10). Infolgedessen gibt es in der 1. Teilung nur eine einzige Verteilungsmöglichkeit, da die Verteilungen nach A+B/A′+B′ bzw. A+B′/A′+B miteinander identisch sind. Die Mannigfaltigkeit der Chromatiden an den Chromosomenenden führt dagegen zu vier verschiedenen Verteilungsergebnissen

Abb. 10. Schema der Verteilungsweisen eines Viererringes mit Chiasmen in beiden interstitiellen Segmenten. Anordnung und Bezeichnung wie in Abb. 9.

in der 2. Teilung (Abb. 10). Entweder sind alle 4 Gonen nicht lebensfähig, oder nur zwei, während die zwei übrigen sämtliche Chromosomensegmente enthalten; diese, in Abb. 10 als mittlere Gonengruppe gezeichnete Verteilungsweise kommt zweimal zustande, während bei der letzten Möglichkeit nur lebensfähige Gonen entstehen. Also auch bei Vorhandensein zweier interstitieller Chiasmen ergibt sich eine Fertilitätsherabsetzung auf die Hälfte.

Genau so wie die Quadrivalentkonfigurationen verhalten sich die an Stelle des Ringes so häufig vorhandenen, meist geschlossenen Bivalente. Obwohl sie in Diakinese und Metaphase einen völlig „normalen" Eindruck machen, folgt aus ihrer Anaphaseverteilung dieselbe Semisterilität, wie sie in Abb. 9 und 10 abgeleitet ist.

c) Die Verhältnisse bei Oenothera.

Die vorhergehenden Ableitungen haben zur Voraussetzung, daß in den Chromosomen nur Euchromatin vorhanden ist. *Oenothera* besitzt aber bei vorwiegend medianer bzw. submedianer Insertion zu beiden Seiten des Centromers heterochromatische Segmente, welche bei verschiedenen Chromosomen eine verschiedene Länge haben (MARQUARDT 1937, JAPHA 1939). Die interstitiellen Segmente, welche ja vom Centromer einerseits und Translokationspunkt andererseits begrenzt sind, müssen daher bei *Oenothera* stets Heterochromatin enthalten. Wenn sie verhältnismäßig kurz sind, wird ihre Ausdehnung geringer sein als die Länge der heterochromatischen Segmente, und infolgedessen die *ganzen* interstitiellen Segmente aus Heterochromatin bestehen. Erst wenn die Länge der interstitiellen Segmente diejenige der heterochromatischen Segmente überschreitet, werden sie außer Heterochromatin auch noch Euchromatin enthalten können.

Diese Feststellung hat entscheidende karyologische Bedeutung in unserem Zusammenhang durch die Tatsache, daß das Heterochromatin praktisch keine Chiasmen bildet. Rein heterochromatische interstitielle Segmente bleiben daher chiasmenfrei, auch wenn sie eine Ausdehnung besitzen, welche in euchromatischem Zustand längst regelmäßige Chiasmabildung zuließe. Umgekehrt bedeutet aber regelmäßige Chiasmabildung in diesen Segmenten bei *Oenothera*, daß sie Euchromatin enthalten und somit eine größere Länge besitzen als diejenige des heterochromatischen Segments.

Damit sind die Konsequenzen aus unserer einfachen Grundannahme, in einem Viererring seien die interstitiellen Segmente besonders groß und die entsprechenden Endsegmente sehr kurz, vollständig aufgezeigt. Es ist daher zu prüfen, ob damit das beobachtete karyologische Sonderverhalten der zwei Pflanzen restlos erklärt werden kann. Sie zeichnen sich der Norm gegenüber aus 1. durch das Vorhandensein eines stärkeren Bindungsausfalles, welcher nur einen der beiden Ringe betrifft und ihn meist in Zweiergruppen aufteilt. Ursache: Besondere Kürze der 2- und 4-Endsegmente (Abb. 5), in denen infolgedessen die Chiasmafrequenz für eine Endbindung meist nicht ausreicht. 2. Durch das Auftreten nicht nur von Quadrivalentkonfigurationen und geschlossenen Bivalenten statt eines Viererringes, sondern auch durch fast ausschließliches Vorhandensein der als bevorzugt bezeichneten Konfigurationen (Tabelle 3). Ursache: Vorhandensein großer interstitieller Segmente mit entsprechend großer Wahrscheinlichkeit einer Chiasmabildung und gleichzeitiger Kürze

Tabelle 3. *Die Häufigkeit der abweichenden Konfigurationen der beiden Oenothera-Hookeri-Pflanzen aus den Röntgenaufzuchten von 1937 und 1938.*

Pflanze	Bevorzugte Konfigurationen: 1 interstitielles Chiasma		Bevorzugte Konfigurationen: 2 interstitielle Chiasmen		Andere mögliche Konfigurationen		S
A	4	18	0	0	1	1	24
B	3	14	1	13	0	0	31
	7	32	1	13	1	1	55

zweier Endsegmente (Abb. 5). 3. Durch die auffällige Häufigkeit interstitiell bleibender Chiasmen in einem Viererring oder in je einem Diakinesebivalent bei in Zweiergruppen zerfallenem Viererring trotz des starken Bindungsausfalles. Ursache: Chiasmen in einem interstitiellen Segment, welche nicht vollständig terminalisieren, zum Teil bei gleichzeitigem Ausfall von Chiasmen in den anschließenden Endsegmenten. 4. Durch das Vorhandensein einer Pollensterilität über 50%. Ursache: Letale Chromosomenverteilungen in den Gonen infolge abweichender Konfigurationen und starken Bindungsausfalles. 5. Durch einen Unterschied in den auftretenden abweichenden Konfigurationstypen zwischen den Pflanzen A und B, indem die erstere *keine* Diakinesebilder hat, die durch Chiasmabildung in *beiden* interstitiellen Segmenten entstanden (Tabelle 3). Ursache: Verschiedene Länge der heterochromatischen Segmente in den Chromosomen, welche durch eine Translokation zu dem einen Ring der Pflanze A zusammengeschlossen wurden. Durch diese Verschiedenheit wird bei gleicher Gesamtlänge der interstitiellen Segmente in demjenigen Segment das Euchromatin sehr kurz, in welchem das Heterochromatin sehr ausgedehnt ist. Dadurch ist aber in ihm die Chiasmafrequenz auf Null herabgedrückt, während im anderen interstitiellen Segment ausreichend Euchromatin zur Chiasmabildung vorhanden sein kann. Die Pflanze B würde eine derartige Besonderheit dann nicht besitzen. 6. Durch die Seltenheit des Auftretens von Pflanzen mit diesen karyologischen Besonderheiten. Ursache: Die Länge der heterochromatischen Mittelstücke, durch welche die Wahrscheinlichkeit einer Einbeziehung von ausreichend Euchromatin in das interstitielle Segment gering ist (vgl. auch das folgende Kapitel).

Die Konsequenzen aus den vorgebrachten theoretischen Ableitungen decken sich somit vollständig mit den karyologischen Beobachtungen an den zwei Pflanzen und zwar soweit, daß weder eine Beobachtung ungedeutet blieb noch eine theoretische Konsequenz sich nicht durch Beobachtung an Diakinesen und späteren Stadien hat aufweisen lassen. Auch ohne eine direkte Beobachtung der entsprechenden Pachytänfigur in dem immer noch unzugänglichen Pachytän von *Oenothera* halten wir daher für erwiesen, daß *beide Pflanzen in dem einen der beiden Ringe sehr große interstitielle Segmente besitzen, welche Euchromatin in einer für regelmäßige Chiasmabildung ausreichenden Länge enthalten.*

d) Interstitielle Segmente und phylogenetische Translokation.

Im vorhergehenden Abschnitt wurde bereits auf die Seltenheit von Translokationen bei *Oenothera* hingewiesen, welche ihren Translokationspunkt im Euchromatin haben und dadurch regelmäßig interstitielle Chiasmen bilden. Wenn auch bei einer ausreichenden Länge des Heterochromatins die Wahrscheinlichkeit eines Translokationspunktes im Euchromatin gering ist, bei der Neigung der Gattung *Oenothera* zu Translokationen müßte dieser Fall im Laufe der Phylogenie dennoch eingetreten sein. Nach allen Erfahrungen an röntgen- und chemikalieninduzierten Translokationen (MARQUARDT 1942 und unveröffentlicht) erfolgt nämlich die Verteilung der Brüche über die Chromosomenlänge dem Zufall nach, so daß ein euchromatischer Translokationspunkt wohl selten, aber nicht ausgeschlossen sein kann. Wenn diese Formen aber heute dennoch fehlen, so liegt die Annahme nahe, daß sie zwar in der Stammesgeschichte zustandegekommen, aber durch irgend einen reproduktionshemmenden Vorgang sekundär ausgefallen seien. Die Natur dieses Vorgangs ergibt sich aus dem Abschnitt über das Anaphaseverhalten der abweichenden Konfigurationen: sowohl ein stärkerer Bindungsausfall in Ringen, vor allem aber die häufige interstitielle Chiasmabildung führt selbst bei regelrecht durchgeführten Anaphasebewegungen zu 50%igen Fehlverteilungen und damit zu nicht lebensfähigen Gonen. Tatsächlich zeigen auch die untersuchten, heterozygoten Pflanzen einen starken Rückgang in der Pollen- und wahrscheinlich auch in der Samenanlagenfertilität. Ihre Größenordnung, 75%, und das nicht einheitliche Verhalten der beiden Individuen in der Weitergabe dieser Eigentümlichkeit an die Folgegeneration läßt freilich vermuten, daß außer dem Besitz interstitieller Chiasmen noch andere röntgeninduzierte Veränderungen im Genom daran beteiligt sind.

Im allgemeinen erweisen sich aber Formen mit herabgesetzter Fertilität in der Konkurrenz mit normalen Pflanzen stark beeinträchtigt. Nur wenn, wie bei komplexheterozygoten Oenotheren, die konstant bewahrte Heterozygotie eine starke Erhöhung der Vitalität zur Folge hat, kann die dabei vorhandene Semisterilität der Pollen oder Samenanlagen überdeckt werden. Da wir es hier aber mit einer Art zu tun haben, bei welcher eine derartige Kompensation der Semisterilität nicht bekannt ist, kann angenommen werden, daß nach einer Reihe von Generationen die reproduktionsbeeinträchtigten, heterozygoten Formen von den normal fertilen Pflanzen stark zurückgedrängt oder ganz zum Verschwinden gebracht werden. Eine Erhaltung derartiger Translokationen mit regelmäßiger Chiasmabildung in den interstitiellen Segmenten über lange Zeiträume ist somit kaum oder nur im homozygoten Zustand möglich.

Mit dieser Feststellung ist aber ein wesentlicher Gesichtspunkt für das Verständnis der karyologischen Voraussetzungen gewonnen, welche im Laufe der Phylogenie die Weitergabe von Translokationen ermöglichen: bisher schien dazu notwendig einmal die *Euzentrie* der Translokation; es mußte der reziproke Stückaustausch so erfolgt sein, daß jedes translozierte Chromosom nur *ein* Centromer besaß und nicht bizentrische mit azentrischen Chromosomen entstanden. Nur im ersten Fall war die Passage durch Mitosis und Meiosis wirklich gesichert. Ferner mußte die *Anaphase*verteilung des Ringes so verlaufen, daß die aufeinander folgenden Chromosomen stets entgegengesetzten Polen zuwanderten. War diese Voraussetzung nicht regelmäßig eingehalten, entstanden

nichtlebensfähige Gonen und die Translokation passierte damit die Meiosis nur unvollständig.

Jetzt ist als dritte Voraussetzung hinzuzufügen: notwendig für die Erhaltung der Translokation sind auch *austauschgeschützte interstitielle Segmente*. Dieser Schutz vor Chiasmabildung kann entweder darin bestehen, daß die Strecke zwischen Centromer und Translokationspunkt zu kurz für eine Chiasmabildung in ausreichender Häufigkeit ist, oder darin, daß sie aus Heterochromatin besteht. Erst auf Grund dieser notwendigen karyologischen Gegebenheiten kann dann ein Letalfaktorsystem durch Ausmerzung von Homozygoten den Ring noch weiter stabilisieren, wie dies bei zahlreichen Oenotheren schließlich der Fall ist.

Zusammenfassung.

1. In einer F_1 aus röntgenbestrahlten Pollen (4500 bzw. 5000 r) und unbehandelten Eizellen von *Oenothera Hookeri* traten 2 Pflanzen mit je zwei röntgeninduzierten Translokationen mit einem karyologischen Sonderverhalten auf.

2. Es besteht in Viererringen mit interstitiellen Chiasmen, quadrivalentähnlichen Konfigurationen, scheinbaren Rücktranslokationen, einzelnen offenen Bivalenten mit häufigen, interstitiellen Chiasmen, hohem Bindungsausfall und partieller Pollensterilität.

3. Chromosomenmorphologische Feststellungen erlauben die Zurückführung aller Abweichungen bei *einer* Pflanze auf einen der beiden Viererringe. Analoge Verhältnisse werden für die zweite Pflanze angenommen.

4. Es werden im theoretischen Teil die Konsequenzen einer Translokation mit sehr großen interstitiellen Segmenten und entsprechend kurzen Endsegmenten in Pachytän, Diplotän, Metaphase und Anaphase entwickelt, und zwar für euchromatische und partiell heterochromatische Chromosomen.

5. Es besteht volle Übereinstimmung zwischen den entwickelten Konsequenzen und den Beobachtungen an beiden Pflanzen.

6. Aus den Ableitungen ergibt sich eine neue Voraussetzung für die Fixierung einer Translokation in der Stammesgeschichte. Interstitielle Segmente müssen durch Kürze oder Heterochromatin austauschgeschützt sein, wenn die heterozygote, translokationsführende Form voll reproduktionsfähig und damit konkurrenzfähig sein soll. Phylogenetische Ringe bei *Oenothera* besitzen daher praktisch völlig heterochromatische interstitielle Segmente.

Literatur.

Darlington: The limitation of crossing over in *Oenothera*. J. Genet. **32**, 343 (1936). — Recent advances in cytology. 2nd ed. London 1937. — Japha, B.: Die Meiosis von *Oenothera II*. Z. Bot. **34**, 321 (1939). — Marquardt, H.: Die Meiosis von *Oenothera I*. Z. Zellforsch. usw. **27**, 159 (1937). — Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Flora (Jena) **35**, 239 (1941). — Die Verteilung röntgeninduzierter Veränderungen auf den Chromosomen von *Bellevalia romana*. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 98 (1942). — Die Herstellung von Dauerpräparaten aus Essigsäure-Karmin-Quetschpräparaten. Züchter **17/18**, 447 (1947). — Oehlkers, F.: Über Chromosomenfärbungen mit Gentianaviolett. Z. Bot. **36**, 55 (1940/41). — Sansome: Segmental interchange in *Pisum*. Cytologia (Jap.) **3**, 200 (1932). — Segmental interchange in *Pisum II*. Nature. **129**, 113 (1937).

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Hechingen.

DIE WIRKUNG DER MUTATION VA (VENIS ABNORMIBUS) BEI PTYCHOPODA SERIATA.

Von

ALFRED KÜHN.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. März 1948.)

Inhalt.

I. Erbgang der Aderanomalien 430
II. Die Abänderungsformen der Aderung 431
III. Die Veränderungen des Zeichnungsmusters durch die Aderanomalien 439
IV. Besprechung der Ergebnisse 442
Zusammenfassung 446
Literatur 447

Bei der Messung der Flügelgrößen in einer At^+/At-Kreuzung fielen bei einigen Tieren Unregelmäßigkeiten des Flügelgeäders auf. Als dieser Erscheinung weiter nachgegangen wurde, stellte sich heraus, daß in einem Stamm mit dem mutierten Gen *At* (KÜHN und v. ENGELHARDT 1937, 1943) Abweichungen von der normalen Aderausbildung bei einer gewissen Anzahl von Individuen auftraten, und zwar, wie sich bei der Durchsicht auf Cellophanobjektträger aufgeklebter Flügel feststellen ließ, von einer bestimmten Generation an. In andern Stämmen wurde nie oder unter vielen Hunderten von Tieren nur dann und wann einmal ganz vereinzelt eine Aderanomalie gefunden. Hiernach war zu vermuten, daß die in dem *At*-Stamm öfters auftretende Störung der Aderausbildung auf einer Mutation beruht. Die Kreuzungsergebnisse haben diese Erwartung bestätigt.

I. Erbgang der Aderanomalien.

Der Hundertsatz der Tiere mit abgeänderten Adern in dem damit behafteten Stamm ist klein, und in vielen der verhältnismäßig individuenarmen Einzelzuchten wird gar keine Anomalie gefunden. Aber die Veranlagung der Tiere für die mit geringer Wahrscheinlichkeit verwirklichte Störung der Aderbildung wird offenbar von allen Tieren dieses Stammes übertragen. Tiere mit abgeänderten Adern können in einer Zucht auftreten, wenn beide Eltern, wie wenn nur ein oder gar kein Elter das Merkmal zeigte. Zwischen dem Auftreten der Anomalie in einer Einzelzucht und der Ausprägung des Merkmals bei den Eltern besteht keine Korrelation (Tabelle 1).

In der F_1 aus der Kreuzung von Tieren des mit den Aderanomalien behafteten *At*-Stammes mit einem normalen wildfarbigen Stamm (Tabelle 2) erschienen wieder einzelne Tiere mit abgeänderter Aderung. In F_2 war deren Hundertsatz größer. Die Anomalien zeigten sich nun bei *At*- und bei wildfarbigen Tieren; ihre Veranlagung ist also von den Allelen At/At^+ unabhängig. Aus F_2 konnten

Nachzuchtgenerationen gewonnen werden, die wiederum einen bestimmten Hundertsatz von Aderabänderungen aufweisen. Die Anomalien treten in jeder Generation bei den ♂♂ viel häufiger, unter sämtlichen beobachteten Fällen ungefähr 2,5mal so oft als bei den ♀♀ auf. Für die Gesamtzahl ist der Unterschied statistisch hoch gesichert. Die Anzahlen der mit Aderanomalien Behafteten ist in F_2 bei beiden Geschlechtern noch etwas größer als bei einem einpaarigen Erbgang nach P und F_1 zu erwarten ist ($E_♀ = 1{,}12 \pm 0{,}48\%$; $E_♂ = 2{,}79 \pm 0{,}81\%$); aber die gefundenen Werte liegen bei den ♀♀ und bei den ♂♂ kaum über dem einfachen Fehlerspielraum der Erwartung. Es ist daher nicht anzunehmen, daß Faktoren eingekreuzt wurden, die den Effekt verstärken. Die Abänderung beruht also auf einer *unvollständig dominanten Mutation mit geringer Penetranz, deren Betrag von dem Geschlecht beeinflußt wird*; sie wurde *Va (mut. Venis abnormibus)* genannt (Kühn 1946).

Tabelle 1. *Korrelation zwischen dem Auftreten des Merkmals in 74 Zuchten des Va-Stammes und der Ausprägung des Merkmals bei den Zuchteltern.*

	Anomalie	Kein Elter	Ein Elter	Beide Eltern	behaftet
Zuchten	ohne	18	11	19	$r = 0{,}03$
	mit	9	6	11	$m_r = 0{,}12$

Tabelle 2. *Häufigkeit der Tiere mit Aderanomalien in dem Va-Stamm und in Kreuzungen.* Prozent-Tiere ($\pm m$).

	♀	♂	n ♀	n ♂
Va-Stamm	$2{,}82 \pm 0{,}66$	$6{,}28 \pm 1{,}02$	638	573
F_1	$0{,}82 \pm 0{,}58$	$2{,}44 \pm 1{,}08$	244	205
F_2	$1{,}63 \pm 0{,}57$	$3{,}62 \pm 0{,}92$	489	414
F_3, F_4	$1{,}51 \pm 0{,}61$	$4{,}81 \pm 1{,}21$	397	312
Insgesamt:	$1{,}93 \pm 0{,}33$	$4{,}72 \pm 0{,}55$	1768	1504

II. Die Abänderungsformen der Aderung.

Durch *Va* wird nicht eine einzige bestimmte Veränderung der Aderausbildung bewirkt, sondern ganz verschiedene Abweichungen von der Norm können ausgelöst werden, die zum Teil ein zwar andersartiges aber durchaus geordnetes Adermuster ergeben, das nur bei genauer Betrachtung bemerkt wird, zum Teil aber als auffallende Störungsformen erscheinen. Eine Anzahl der Aderanomalien wurde schon kurz beschrieben (Kühn 1946). Eine Abänderungsform kann allein auf dem Flügel, oder es können mehrere zusammen erscheinen. Als Folgen der Aderanomalien treten auch Abänderungen des Zeichnungsmusters auf.

Die Adern sind verdickte Chitinleisten, die auf der Unterseite der Flügel, nur in geringem Maße auf der Oberseite, von dem die Blutlakunen begrenzenden Epithel ausgeschieden werden. Da auf der Unterseite des Flügels nur vereinzelte Schuppen auf den Adern stehen, treten sie hier deutlicher als an der Oberseite hervor. Um ihren Verlauf genau zu erkennen und auch ihre Beziehung zum Oberseitenmuster festzustellen, wird der Flügel mit Xylol durchsichtig gemacht, das rasch wieder verdunstet und die Beschuppung unversehrt läßt.

Abb. 1 zeigt von der Unterseite und von der Oberseite die normale Aderung und die von der Abänderung betroffenen Musterteile distal vom Mittelfleck des *Ptychopoda-Vorderflügels*. Die Benennung der Adern folgt der von Spuler (1892),

COMSTOCK und NEEDHAM (1898, 1899) und ENDERLEIN (1902) aufgestellten, auf Homologiebetrachtungen gegründeten Norm. Abb. 2a gibt den für die Ableitung der Aderbezeichnung angenommenen Grundtypus des Flügelgeäders

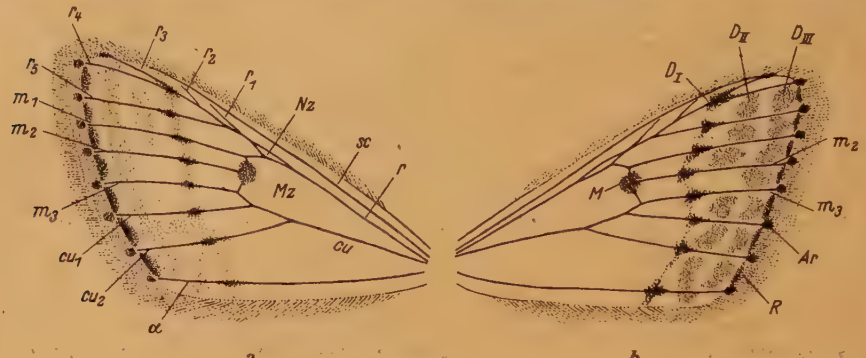


Abb. 1a u. b. Aderung und vom Mittelfleck nach dem Außenrand des Vorderflügels zu liegende Zeichnungselemente des Vorderflügels von *Ptychopoda seriata* SCHRK., schematisch. a Unterseite, b Oberseite. α Axillaris; *cu*, cu_1, cu_2 Cubitus und seine Äste; *Ar* Außenrandflecken; D_I, D_{II}, D_{III}. 1., 2. und 3. Distalfleckenreihe (Distalbinde); *M* Mittelfleck; m_1, m_2, m_3 Media-Äste; *Mz* Mittelzelle; *Nz* Nebenzelle; *R* Randflecken; *r*, r_1, r_2, r_3, r_4, r_5 Radius und seine Äste; *sc* Subcosta.

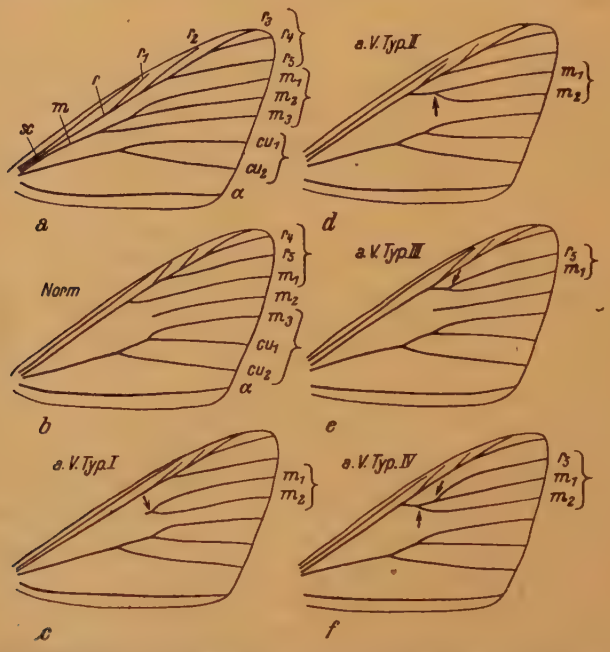


Abb. 2a—f. Vorderflügeladerung, schematisch. a Grundschema der Ableitung der Aderbezeichnung nach SPULER, COMSTOCK und NEEDHAM. b Norm von *Ptychopoda seriata*. c—f abgeänderte Verzweigungstypen. Bezeichnungen wie in Abb. 1.

wieder. Bei *Ptychopoda* hängt im Normalfall (Abb. 1, 2b, 5a) m_1 mit *r* zusammen: m_2 ist die gerade Fortsetzung des in der Puppe angelegten, in der Imago zurückgebildeten Stammes *m*; m_3 erscheint als Ast der *cu*-Gruppe und geht von cu_1 ab. Zwischen m_1, m_2 und m_3 ist eine, im Imaginalflügel häufig schwache, bis-

weilen nur in kurzen Stümpfen an m_3 und cu_1 erkennbare Discoidalquerader vorhanden. Am Vorderrand der Mittelzelle (Discoidalzelle) ist zwischen r und m_1 eine kleine Nebenzelle ausgebildet (Abb. 1, 5a).

Am häufigsten sind unter den gefundenen Aderanomalien *Abänderungen der Abzweigungsweise der in normaler Anzahl vorhandenen Adern* (Tabelle 3). Es lassen sich *4 Typen* abgeänderter Abzweigungsorte der Adern unterscheiden. Bei dem häufigsten Typus, der 44,6% der Aderanomalien ausmacht, ist m_1 von

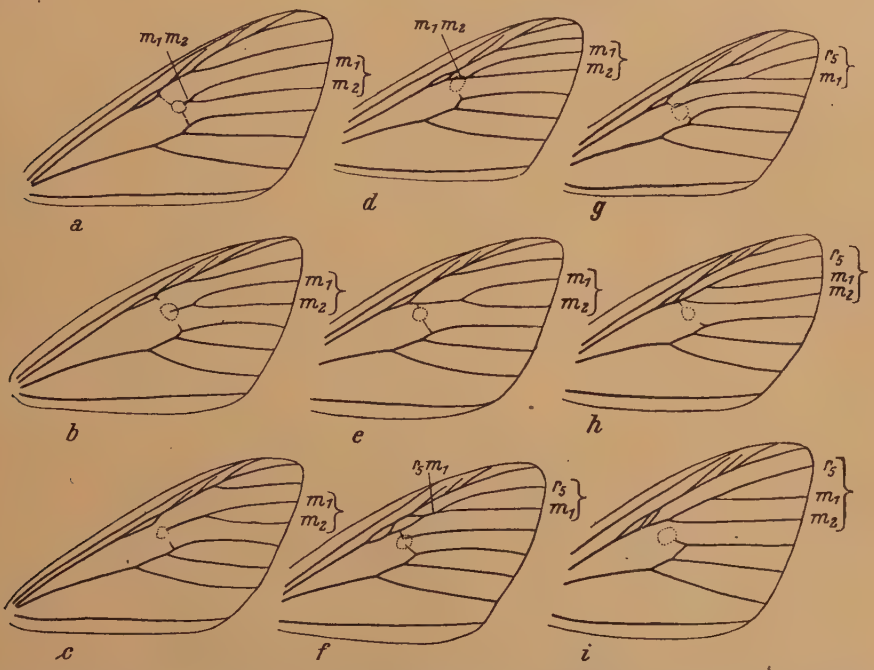


Abb. 3a—i. Fälle abgeänderter Aderverzweigungen in Vorderflügeln in dem *Va*-Stamm und Kreuzungen, 4,5/1. a—c Typus I, fortschreitende Verschiebung der m_1-m_2-Verzweigungsstelle nach apikalwärts; d, e Typus II; e m_1-m_2-Verzweigungsstelle apikalwärts verschoben; f, g Typus III in f doppelte Nebenzelle; g r_5-m_1-Verzweigung distalwärts verschoben; h, i Typus IV, in i Nebenzelle verdoppelt und r_5-m_1-Verzweigung apikalwärts verschoben.

r getrennt und zweigt von m_2 ab (Typus I, Abb. 2c, 3a—c). Bei einer anderen Verlagerung der Aderverzweigung (8,8%) ist m_2 mit m_1 verbunden (Typus II, Abb. 2d, 3d, 3e). In einigen Flügeln entspringen r_5 und m_1 an der r-Gruppe von einem gemeinsamen Ast (Typus III, Abb. 2e, 3f, 3g, r_5 m_1). In einzelnen Fällen bilden r_5, m_1 und m_2 eine Adergruppe (Typus IV, Abb. 2f, 3h, 3i); Typus II und III sind also kombiniert. In Abb. 2c—f ist die Verlagerungsrichtung der Aderabzweigung jeweils durch einen Pfeil gekennzeichnet. Bei allen diesen Aderungstypen kann die Verzweigungsstelle, in der sich m_1 und m_2 bzw. r_5 und m_1 von einander trennen, mehr oder weniger distalwärts verschoben sein (Abb. 3b, 3c, 3e—g, 3i). Die Abzweigung von r_5 vom r-Stamm, die normalerweise wenig distalwärts von r_1 erfolgt (Abb. 1, 2b, 5a), kann mehr oder weniger weit distalwärts verschoben werden (Abb. 3b, 3c, 6b, 6c, 6f) oder soweit proximalwärts rücken (Abb. 7a, 10g), daß r_5 und m_1 von derselben Stelle ausgehen.

Viel stärker als durch die Verlagerung der Verzweigungsstellen wird das Aderbild durch das *Fehlen ganzer Adern* betroffen. Häufig verschwindet der kleine Zweig r_2, der aber auch in normalen Stämmen in seiner Ausbildung sehr wechselt und deshalb hier nicht weiter berücksichtigt werden soll. Von den großen Adern waren einmal m_2 (Abb. 4a, 6a = 11b), 2mal m_3 (Abb. 4b, 7a, 10d) und je einmal zwei nebeneinander verlaufende Adern, r_5 und m_1 (Abb. 4c, 10b) oder m_2 und m_3 (Abb. 4d, 5b) ausgefallen. Bei dem Flügel der Abb. 5b ist die Anzahl der Aderendzweige von der Norm 12 auf 9 herabgesetzt, da auch r_2 fehlt. Hier fehlt auch die *Discoidalquerader*, die im normalen Flügel (Abb. 1) m_2 und m_3 mit cu_1 verbindet. Wenn m_3 fehlt, kann sie zwischen m_2 und cu_1 ausgebildet sein (Abb. 7a) oder fehlen (Abb. 10d); im letzten Falle ist m_2 mit m_1 verbunden, wodurch der Verzweigungstypus II (Abb. 2d) entsteht. In allen diesen Fällen mit fehlenden Adern ist auf der Flügelfläche nicht wie in dem Schema der Aderausfälle Abb. 4 ein breiter aderfreier Sektor vorhanden, sondern die benachbarten Adern sind zusammengerückt. Die Flügel, denen 2 Adern fehlen (Abb. 5b, 10b) sind etwas kleiner als gewöhnlich; aber diese Verkleinerung beruht nicht etwa auf einem Zusammenschrumpfen des Stückes, in dem die Adern ausgefallen sind. Die Flügelfläche ist glatt, die Gesamtform des Flügels ist normal (Abb. 10b) oder nur leicht verändert (Abb. 5b). Auch nicht unmittelbar an das aderlose Feld anstoßende Adern sind auseinander gerückt, so daß *der Flügel eine andere als die normale, aber im Ganzen doch gleichmäßig die Flügelfläche teilende Aderung aufweist.*

Häufiger als vollständig fehlende Adern werden *unvollständige Adern* angetroffen, die auf der Flügelfläche frei enden (Abb. 6). Öfters sind m_3 (Abb. 6a, 6c, 6e, 10i, 11) und m_1 (Abb. 10g) von dieser Störung der Aderbildung betroffen; nur ganz vereinzelt sind r_5 (Abb. 6b) und cu_1 (Abb. 7a) verkürzt. Niemals waren auf dem Vorderflügel r_4, m_3, cu_2 oder a unvollständig. Vielfach brechen unvollständige Adern erst kurz vor dem Außenrand ab, manchmal bleibt nur ein kurzer Stumpf stehen. Auch in den Flügeln mit verkürzten Adern wird häufig *das Fehlen der Aderenden durch ein Zusammenrücken der Nachbaradern ausgeglichen, so daß am Außenrand die Adern etwa gleichabständig auftreffen* (Abb. 6c, 7a).

Nicht nur die Ausbildung eines distalen Aderstückes kann ausbleiben, sondern auch die eines basalen Stückes kann unterdrückt werden (Abb. 6f). Unter den 20 Flügeln mit unvollständigen Adern sind fünf am Außenrand des Flügels ansetzende Aderstücke, die in ihrer Lage der Ader m_1 entsprechen, aber keinen Anschluß an einen Aderstamm haben.

Überzählige Aderzweige kommen 14mal vor. An r_4 (Abb. 10f), r_5 (Abb. 7a, 10f), m_1 (Abb. 6a, 6c; 11a), m_2 (Abb. 6d; 7b; 10b, 10d) und cu_1 (Abb. 10c) wurde, meist ziemlich weit distal eine Teilung in zwei Zweige gefunden, die gleichermaßen bis zum Flügelrande verlaufen. Manchmal bleibt der eine Zweig unvollständig und zieht nicht bis zum Rande (Abb. 6c, 10b).

In einem Flügel springen vom Rande zwischen r_5 und m_1 zwei kurze *distale überzählige Aderstücke* ein Stück weit in den Flügel hinein (Abb. 10e). In 2 Flügeln ist je ein solches überzähliges blind endigendes distales Stück vorhanden.

Bisweilen sind die sonst gerade oder leicht geschwungen verlaufenden *Adern verbogen*. Das betrifft vor allem m_1. In Abb. 10e sind die Adern r_5 und m_1 von

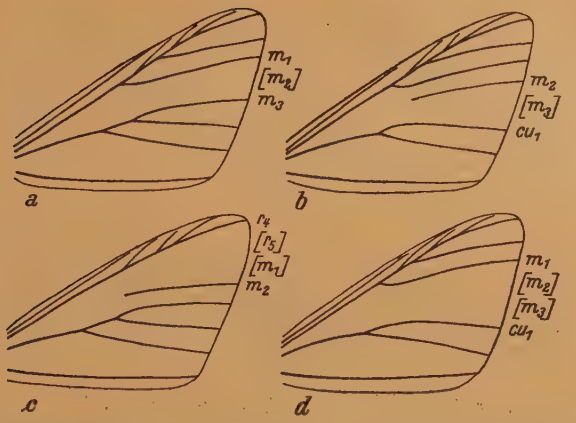


Abb. 4. Verzweigungsschema bei Aderausfällen; die fehlende jeweils in eckiger Klammer.

Abb. 5a u. b. Vorderflügelunterseiten. a normaler Flügel; b Flügel, in dem 2 Mediaäste fehlen und r_5 an m_1 verlagert ist, ohne Mittelfleck. 11/1. Freiberg gez.

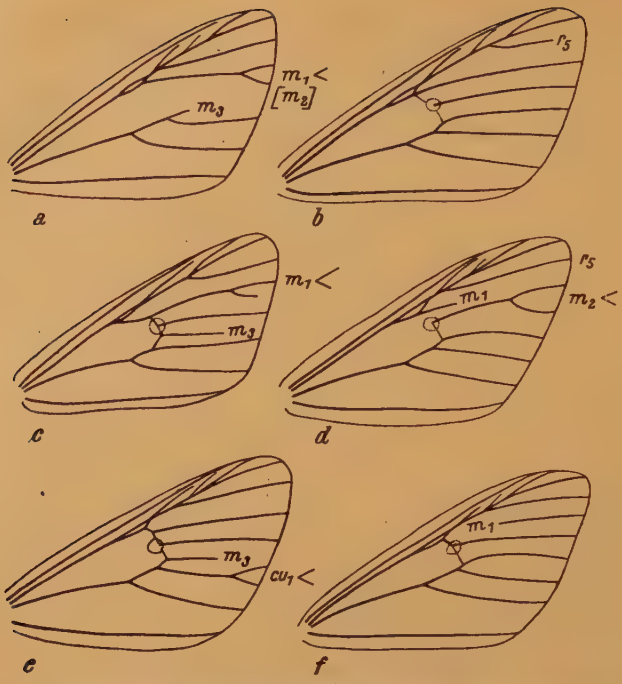


Abb. 6 a—f. Vorderflügel mit fehlenden und mit unvollständigen Adern und überzähligen Verzweigungen (<).

Tabelle 3. *Häufigkeit der einzelnen Formen von Aderanomalien in dem Va-Stamm und in Kreuzungen. 113 Flügel mit Aderanomalien. (In Klammern Prozent der Abänderungen insgesamt.)*

	Typen der Veränderung des Abzweigungsortes				Fehlende Adern	Unvollständige Adern	Überzählige Aderäste	Verbogene Adern	Aderverbindungen	Abänderungen insgesamt
	I	II	III	IV						
Va-Stamm	36 (40)	8 (8,9)	5 (5,6)	2 (2,2)	4 (4,4)	16 (17,8)	11 (12,2)	6 (6,7)	2 (2,2)	90
F_1	(5 (71,5)	(1 (14,3)	—	—	—	—	—	1 (14,3)	—	7
F_2	16 (55,2)	2 (6,9)	3 (10,3)	1 (3,5)	1 (3,5)	1 (3,5)	4 (13,8)	1 (3,5)	—	29
Zuchten mit Va in F_3, F_4	9 (40,8)	2 (9,1)	1 (4,6)	1 (4,6)	—	3 (13,6)	2 (9,1)	3 (13,6)	1 (4,6)	22
Abänderungen insgesamt	66 (44,6)	13 (8.8)	9 (6,1)	4 (2,7)	5 (3,4)	20 (13,5)	17 (11,5)	11 (7,4)	3 (2,0)	148
davon zusammen mit andern Abänderungen (% der jeweiligen Abänderungsform)	— —	1 (7,7)	2 (22,2)	2 (50,0)	5 (100,0)	9 (45,0)	11 (68,8)	2 (19,8)	3 (100,0)	35 (23,6)

dem Raum weggebogen, in dem die zwei überzähligen Adern stehen. Manchmal werden durch die Biegungen 2 Adern nahe aneinander herangeführt. In dem Flügel der Abb. 10f laufen die Zweige der zusätzlich gegabelten r_5 nach dem Außenrand zusammen. In Abb. 8a nähern sich m_1 und m_2 einander in ihrem Verlauf; dieses Verhalten zeigt den Übergang zu einer völligen *Verschmelzung*,

Abb. 7a u. b. Vorderflügelunterseiten; überzählige Aderverzweigungen, in a fehlt m_2, und cu_1 ist unvollständig, in b eine streckenweise Aderverschmelzung zwischen m_1 und m_2.

wie sie in einzelnen *Aderverbindungen* verwirklicht ist. In den Flügeln der Abb. 7b und 10h laufen m_1 und m_2 in ein Aderstück zusammen, das sich weiter außen wieder gabelt. Einmal stellt in einem Flügel ein zusätzlicher Aderzweig an m_1 eine Verbindung mit m_2 her (Abb. 8b).

Zu der *Nebenzelle*, die in Größe und Form etwas wechselt, tritt bisweilen eine zweite (Abb. 3f, 3i).

Von allen diesen Abänderungen des Aderverlaufs wurde bei mehreren Hunderten von aufgeklebten Flügeln der in der Kreuzung verwendeten +-Rasse, die durchgesehen wurden, nur einmal in einer früheren Generation der abgeänderte Aderverzweigungstypus III gefunden. In einem anderen Stamm, der

das mutierte Allel *Sec* enthält, fiel einmal eine überzählige Verzweigung von r_5 durch die damit verknüpfte Abänderung der Flügelzeichnung auf. In dem *Va*-Stamm, in den Kreuzungsgenerationen und in den Nachzuchten mit Aderanomalien (F_3, F_4) treten die verschiedenen Abänderungsformen mit ähnlicher Häufigkeit auf (Tabelle 3). Die Zuchteltern haben entweder normale Flügel oder den häufigsten Abänderungstypus I, nur einmal eine überzählige Aderverzweigung. Die verschiedenen Anomalien sind also alle *Manifestationen desselben mutierten Allels.*

In Tabelle 4 sind die Häufigkeiten zusammengestellt, mit denen die verschiedenen Abänderungen an den einzelnen Adern vorkommen. Hieraus ergibt sich, daß die Ader m_1 weitaus die meisten und verschiedensten Abänderungen insgesamt erfährt. Hinzu kommt, daß die häufigste Abzweigungsortsverlagerung (Tabelle 3, Typus I, Abb. 2c) auch m_1 betrifft. *Die Ausbildungsweise von m_1 ist also besonders labil. Andererseits neigt m_2 am meisten zum vollständigen oder teilweisen Ausfall,* während diese Ader in unserem Material keine Verlagerung ihrer Abzweigungsstelle durchmachte und niemals eine überzählige Verästelung erfuhr.

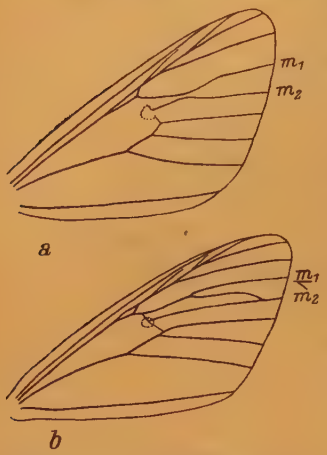


Abb. 8a u. b. Vorderflügel; a mit verbogenen m_1 und m_2; b mit Aderverbindung zwischen m_1 und m_2 durch einen überzähligen m_1-Ast.

Von *Hinterflügeln* konnte nur eine geringe Anzahl geprüft werden, da, bevor die unregelmäßige Aderausbildung entdeckt war, nur die Vorderflügel aufgeklebt worden waren. Aber jedenfalls treten auch im Hinterflügel Störungen der normalen Aderbildung in dem *Va*-Stamm, in F_1 und bei den Nachzuchten aus F_2 auf. Die normale Aderung des Hinterflügels veranschaulicht Abb. 9a. Die häufigste Abweichung ist die Verschiebung der Trennungsstelle von r_5 und m_1 weiter distalwärts (Abb. 9b) oder proximalwärts (Abb. 9c). Diese Trennung kann auch ganz unterbleiben (Abb. 9d), m_1 fällt fort. Im Gegensatz zum Vorderflügel, wo die *cu*-Äste immer vorhanden sind, fehlt auf den Hinterflügeln einmal cu_1 (Abb. 9e), ein andermal cu_2 (Abb. 9f). Vor der Abzweigung von r_5 kann auch noch ein überzähliger Ast r_4 vorhanden sein (Abb. 9f).

Von den beschriebenen Abänderungsformen der Aderung kann auf dem Vorderflügel, außer dem Fehlen einer Ader, jede allein auf einem Flügel vor-

Tabelle 4. *Auftreten der Aderabänderungen an den einzelnen Adern des Vorderflügels.*

	Fehlen	Unvollständige Ausbildung		Überzählige Verzweigungen	Verbiegung	Verbindung	
		distal	proximal				
r_4	–	–	—	1	1		
r_5	1	1	—	2	2	}	1
m_1	1	5	5	10	7		
m_2	1	—	—	—	4	}	2
M_3	3	9	—	—	—		
cu_1	–	1	—	1	1		

kommen (Tabelle 3). Neben dem abgeänderten Aderverzweigungsort des Typus I ist nie eine andere Abänderung gefunden worden. In nahezu $^1/_4$ aller Flügel, in denen sich *Va* ausprägt, sind mehrere Abänderungen vorhanden (Tabelle 3). Aderverbiegungen erscheinen zwar meist als einzige Anomalieform auf dem Flügel, aber in der Regel paarweise, indem zwei benachbarte Adern in einem Stück ihres Verlaufs einander zugebogen sind (Abb. 8a). Eine Aderverbindung setzt natürlich immer eine abnorme Biegung einer Ader oder beider sich vereinigenden Adern oder einen überzähligen Zweig (Abb. 8b) voraus (Abb. 7b; 10f, 10h); denn sonst könnten die normalerweise parallel oder divergent verlaufenden Adern einander nicht treffen. Der Verlust einer Ader ist in den fünf damit behafteten Vorderflügeln immer auch noch mit anderen Anomalien verknüpft,

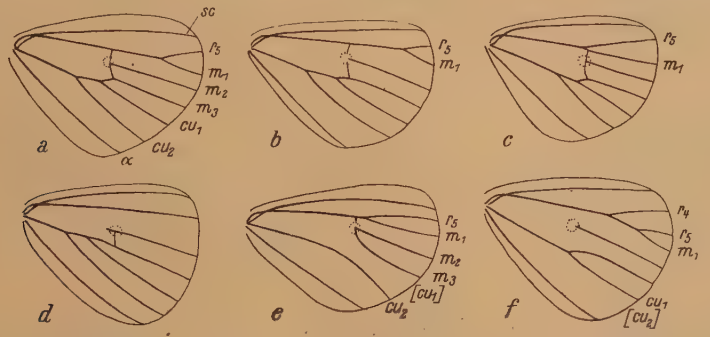


Abb. 9a—f. Hinterflügel; a Norm; b—f aus dem *Va*-Stamm und Kreuzungsnachzuchten. b, c Verschiebung der r_5-m_1-Verzweigung distal- und proximalwärts; d ohne r_5-m_1-Verästelung; e, f Fehlen eines Cubitusastes; in f überzähliger r_4-Ast.

mit dem Fehlen einer zweiten Ader, einer unvollständigen Ader, überzähligen Aderverzweigungen, Verzweigungsverschiebungen (Tabelle 5). Auf einem Hinterflügel ist neben dem Verlust von cu_2 ein überzähliger r-Ast (r_4) aufgetreten (Abb. 9f). Auch unvollständige Adern sind häufig von überzähligen Verzweigungen begleitet, durch welche oft im Distalteil des Flügels die Anzahl der auf den Außenrand auftreffenden Adern ausgeglichen wird (Abb. 6a, 6c, d, 10d). Wenn neben einer Ader, die einen überzähligen Zweig trägt, eine Ader fehlt (Abb. 6a, 10b, 10d), kann man manchmal formal das Aderbild auch als Fall einer verlagerten Aderabzweigung mit sehr weit distal verschobener Abzweigungsstelle ansehen, so Abb. 6a von Abb. 3c ableiten. Für Abb. 10d wäre eine Deutung des überzähligen Astes von m_2 aber sehr gezwungen; denn unzweifelhafte, weiter proximal an m_2 ansitzende, von cu_2 getrennte m_3-Äste kommen nie vor. Und auch für die anderen Fälle ist jene Deutung nicht naheliegend, da ganz gleiche überzählige Aderzweige auch ohne Aderausfall oder in Flügeln mit einer fehlenden Ader entfernt von dieser (z. B. Abb. 7a, 9f) oder neben unvollständigen Adern (Abb. 6d, 6e) vorkommen.

III. Die Veränderung des Zeichnungsmusters durch die Aderanomalien.

Auf die Abhängigkeit bestimmter Zeichnungselemente von dem Adersystem des Flügels haben vergleichend morphologische Betrachtungen, die Beobachtung von Aderabänderungen bei gelegentlich vorkommenden Anomalien und Experimente an der Flügelanlage in der Raupe und am Puppenflügel schon vielfach

Tabelle 5. *Gleichzeitiges Vorkommen mehrerer Aderanomalien auf einem Vorderflügel. Jeder Flügel ist nur einmal aufgeführt.*

		Bei n-Flügeln	Zusammen mit
Typen abgeänderter Verzweigung in der Flügelmitte	II	1	1 fehlenden Ader, 1 überzählige Verzweigung (Abb. 10d)
	III	1	2 fehlenden Adern (Abb. 5b)
		1	1 unvollständigen Ader (Abb. 10i)
	IV	1	1 unvollständigen Ader
		1	1 überzähligen Verzweigung (Abb. 10c)
Fehlen einer Ader		1	einer 2. fehlenden Ader, 1 überzähligen Verzweigung (Abb. 10b)
		1	1 unvollständigen Ader, 1 überzähligen Verzweigung (Abb. 6a = 11b)
		1	1 unvollständigen Ader, 2 überzähligen Verzweigungen (Abb. 7a)
Eine unvollständige Ader		1	einer 2. unvollständigen Ader
		4	1 überzähligen Verzweigung (Abb. 6c, 6d, 6e)
Eine überzählige Verzweigung		1	einer 2. überzähligen Verzweigung (Abb. 10f)
		2	Aderverbiegung und Aderverbindung (Abb. 7b, 8c)
Eine überzählige unvollständige Ader		1	einer 2. überzähligen unvollständigen Ader (Abb. 10c)
Eine verbogene Ader		1	einer 2. verbogenen Ader (Abb. 10c)
Aderverbindung		2	Aderverbiegung (Abb. 8b, 10f)

geführt (s. SÜFFERT 1929, BRYK 1931, HENKE 1933, 1936, 1941, KÖHLER 1940 und die dort angeführten weiteren Schriften).

SÜFFERT hat (1929) *primäre und sekundäre Abhängigkeiten der Teile des Zeichnungsmusters von den Flügeladern* unterschieden. Zu den ersten gehört die feste Lagebeziehung des dem „Discoidalfleck" entsprechenden *Mittelflecks zur Discoidalquerader*, die als Lakune im jungen Puppenflügel bei *Ptychopoda* stets vorgebildet, wenn auch auf dem Imagoflügel im wechselnden Maß ausgebildet wird. ENDERLEIN (1902) hat bei der Saturnide *Telea polyphemus* eine Mißbildung beschrieben, der auf Vorder- und Hinterflügel einer Seite zugleich mit der normalerweise vorhandenen Discoidalquerader auch der Discoidalader-ocellus fehlt. Unter den Flügeladerabänderungen unter dem Einfluß von *Va* kommen drei ganz entsprechende Fälle vor: In dem Flügel der Abb. 5b fehlen die Adern m_2 und m_3, in Abb. 10d m_3, in Abb. 11b (Adermuster Abb. 6a) fehlt m_2, und m_3 ist nur als kurzer Stumpf vorhanden. Von einer Discoidalquerader, die sonst wenigstens als Stumpf an m_3 anzutreffen ist, ist in diesen Flügeln nichts zu bemerken und der Mittelfleck, der sonst stets deutlich ausgeprägt ist, fehlt. Hier ist augenscheinlich in der Anlage des Flügels die Lakunenverbindung zwischen den Längsadern, welche normalerweise als vordere Grenze der Mittelzelle gebildet wird, ausgeblieben.

Primär durch die Adern bedingt sind auch die Außenrandflecken. Sie entstehen immer da, wo eine normale Ader oder ein überzähliger Aderzweig auf den Außen-

rand des Flügels auftrifft (Abb. 7, 10c, 10d, 10e; 11a 11b), auch wenn das zusätzliche Aderstückchen ganz kurz ist. Mit dem Ausbleiben eines Aderendes fällt auch ein Außenrandfleck fort (Abb. 5b; 10g, 10i, 11b). Wenn sich Aderenden vereinigen, verschmelzen die Außenrandflecken (Abb. 10f).

Eine *sekundäre Abhängigkeit* liegt dann vor, wenn ein quer über den Flügel laufender Teil eines Zeichnungssystems, durch die Längsadern untergeteilt,

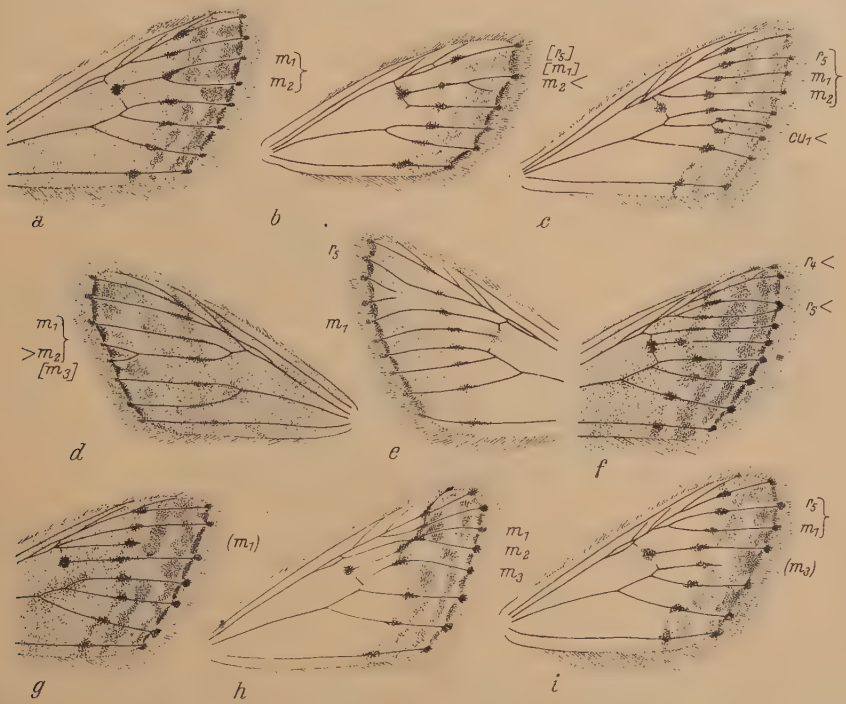


Abb. 10a—i. Zeichnungsmuster auf Flügeln mit abgeänderter Aderung aus dem *Va*-Stamm, F_2 und Nachzuchten. 4,5/1. a, d, f, g *At*-Tiere, sonst At^+. d, e Flügelunterseiten, sonst Oberseiten. a abgeänderter Verzweigungstypus I; c Typus IV; d Typus II, i Typus III; b, d mit fehlenden Adern, jeweils in eckiger Klammer; b, c, d, f mit überzähligen Aderverzweigungen (<); e überzählige, nicht basalwärts angeschlossene Aderstücke; b, g, i mit unvollständigen Adern; in f Aderzweige von r_5 endwärts zusammengebogen; h stark verbogene Adern und streckenweise Aderverschmelzung.

in kostale oder interkostale Flecken zerlegt wird. Das ist der Fall bei den *Querbinden* D_I, D_{II} und D_{III} und bei den *Randflecken*. Nur bei bestimmten Mutationsrassen oder Modifikationsformen (Kühn und v. Engelhardt 1943) zieht die D_I als zusammenhängendes Band über den Flügel; sonst liegen auf den Adern r_3 - r_4, r_5, m_1, m_2, m_3, cu_1, cu_2 und α im typischen Fall auf der Oberseite pfeilspitzenförmige Flecken (vgl. Abb. 1), die gar nicht oder nur durch schwache, unzusammenhängende Züge dunkler Schuppen verbunden sind. Auf den Flügeln mit abgeänderten Adern tritt überall da ein D_I-Fleck auf, wo durch die Querbindenzone ein Aderast zieht, und so wird die Anzahl der Flecken, je nach der Aderausbildung vermindert (in Abb. 7a, 10b, 10d, 11b durch Fehlen von Adern; in Abb. 7b durch Vereinigung von m_1 und m_2 in der D_I-Zone; in Abb. 10a durch Verschiebung der Gabelung m_1-m_2 distalwärts) oder vermehrt (in Abb. 10c, 10f durch überzählige Aderverzweigungen).

Der Randsaum und die D_{II} und D_{III}-Binde werden durch die Adern in interkostale Flecken geteilt, deren Anzahl sich nach der Aderanzahl richtet (Abb. 1, 5, 7, 10, 11).

In dem D_{II}-D_{III}-System nimmt das zwischen m_2 und m_3 liegende Interkostalfeld eine Sonderstellung ein; hier ist die D_{II} unterbrochen. Diese Besonderheit des Zeichnungsmusters hängt, wie die Varianten der *Va*-Wirkung zeigen, unmittelbar mit der Aderausbildung zusammen. Wenn durch eine starke Verbiegung die Ader m_3 weit nach dem Vorderrand zu in ein Flügelgebiet rückt, das sonst von m_2 durchzogen wird, so rückt das fleckfreie Feld mit nach vorn (Abb. 10h). In 2 Flügeln ist m_3 unvollständig; die Ader dringt bis etwa in

Abb. 11a u. b. Abänderungen des Zeichnungsmusters infolge abgeänderter Aderung. a Ausschnitt aus einem Vorderflügel eines *AtAt-VaVa*-Tieres mit Verzweigung von m_1 nahe dem Ende; b *At*$^+$-*At*$^+$*Va*-Tier aus F_2 mit überzähliger Verästelung der m_1, fehlende m_2 und unvollständiger m_3; Fehlen des Mittelflecks, D_{II} ununterbrochen durchziehend (Aderschema 6a).

die Mitte zwischen D_I und D_{III} vor (Abb. 10i). In beiden Fällen ist die Lücke in D_{II} vorhanden. In einem Flügel hört m_3 schon innerhalb des Zentralfeldes auf und dementsprechend fällt der m_3 entsprechende Fleck der D_I aus; hier zieht die D_{II}-Fleckenreihe ohne Unterbrechung über den Flügel (Abb. 11b). Die Lücke der D_{II}-Binde wird also nicht durch eine bestimmte Region des Flügelepithels schlechthin, sondern durch den Verlauf des Ader- bzw. des Lakunensystems bedingt.

IV. Besprechung der Ergebnisse.

Durch die Mutation *Va* wird nicht eine bestimmte Veränderung des Adersystems der Flügel bedingt, sondern eine Störung der Aderbildung, die sich in sehr verschiedenartigen und verschieden tief eingreifenden Abweichungen von der Norm äußert. Die Verlagerung des Verzweigungsortes einer Ader erscheint im ganzen Aderbild geringfügig gegenüber der unvollständigen Ausbildung oder dem Fehlen von Adern und überzähligen Aderverzweigungen. Die einzelnen Abänderungsformen kombinieren sich nicht rein zufällig nach der Häufigkeit ihres Vorkommens überhaupt miteinander (Tabelle 3 und 5). So wurde mit dem Typus I der abgeänderten Verzweigung nie eine andere Störungsform zusammengefunden. Der abgeänderte Verzweigungstypus II und III und die Aderverbiegungen kommen meist als einzige Anomalie auf dem Flügel vor, während

zugleich mit jeder der anderen Abänderungsformen in einem hohen Prozentsatz der Fälle jeweils noch andere Störungen des Adersystems verbunden sind. Man kann für das ganze Aderbild nach der einzelnen Abänderungsform und auch der Kombination von solchen „leichte" und „schwere" Störungen unterscheiden. Aber diese lassen sich nicht als Grade einer einsinnigen Reihe steigender Wirkung des mutierten Allels ordnen. Wenn die geringfügige, weitaus am häufigsten eintretende Abänderung, die Verschiebung der Abzweigung von m_1 an m_2 (Abb. 2c, 3a—c) den schwächsten Grad der Genwirkung, also die am leichtesten eintretende Störung darstellte, müßte man erwarten, daß sie auch häufig zugleich mit anderen Störungen vorkäme. Sie bleibt aber gerade bei dem Eintreten einer schweren Störung im Geäder aus. Ebenso sind auch der II. und III. Typus der Verlagerung einer Aderabzweigung nur selten mit anderen Störungen verknüpft (Tabelle 3 und 5); und in zweien der drei gefundenen Fälle läßt sich die Verknüpfung als eine unmittelbare Folge einer schweren Störung verstehen. In Abb. 10d fehlt mit m_3 die Discoidalquerader und damit tritt m_2 unmittelbar mit m_1 in Verbindung; in Abb. 5b fehlen m_2 und m_3 und bei der Aufteilung des Flügels in ein System mit wenigen, annähernd gleichabständigen Adern werden m_1 und r_5 mehr nach der Mittellinie des Flügels hin gerückt, und durch diese Art der Verzweigung kommt eine gleichmäßige Durchsetzung des Flügels mit Adern zustande.

Die abgeänderten Aderverzweigungen der Typen I und II, die zusammen über die Hälfte aller Aderanomalien ausmachen, betreffen das *zentrale Gebiet des Flügels*, überzählige Verzweigungen, unvollständige Adern, Ausfall ganzer Adern, Verbiegungen und Aderverbindungen, die *distale Zone* oder einen vom Außenrand bis in die Flügelmitte ziehenden Sektor. Eine Zwischenstellung nehmen die Verzweigungsanomalien der Typen III und IV ein, insofern die distale Abzweigung von r_5 von der r-Gruppe einerseits und der zentrale Anschluß an m_1, bei dem seltenen Typus IV auch die Vereinigung von m_2 mit m_1 mit betroffen sind. Die Häufigkeit des Zusammenvorkommens von Anomalien (Tabelle 3 und 5) zeigt, daß im allgemeinen *die „zentralen" und die „distalen" Abänderungen einander ausschließen, während die mannigfaltigen distalen häufig nebeneinander vorkommen.*

Eine Erklärung für diese eigenartige Erscheinung kann man in der *Entwicklung des Lakunensystems* finden. Köhler (1932) und Behrends (1935) haben sie an *Ephestia*, Kuntze (1935) an *Philosamia* untersucht. Die Lakunen- und Aderentwicklung stimmt bei diesen beiden im System weit von einander entfernt stehenden und in der Größe sehr verschiedenen Schmetterlingsarten in den Grundzügen so weit überein, daß man für *Ptychopoda* eine gleichartige Entwicklungsweise annehmen darf. Im *5. Raupenstadium* wird in der Imaginalscheibe das Lakunensystem angelegt. Dabei werden die *Aderäste von einander abgegrenzt* (Abb. 12a). Bei *Philosamia* beginnt die Bildung von Scheidewänden zwischen Bluträumen vom Außenrande her und schreitet nach innen fort, indem die Epithelien der Ober- und Unterseite des Flügelsäckchens sich aneinanderlegen. Entwicklungsgeschichtlich handelt es sich also nicht um die „Verzweigung" eines von der Flügelbasis vorwachsenden Systems von Hohlräumen, sondern um eine Gliederung des Säckchenlumens von der Peripherie her. Dann wachsen von der Basis des Säckchens her Tracheolenbündel, später die Anlagen der

primären Flügeltracheen ein. Bei *Ephestia* entstehen gleichzeitig mit dem Einwachsen der Tracheen die Lakunen zwischen den beiden Epithelblättern. Bei der Ausstülpung der Flügelanlage in der *Vorpuppe* werden die Blutlakunen sehr erweitert (Abb. 12b): die Scheidewände zwischen ihnen werden dünn

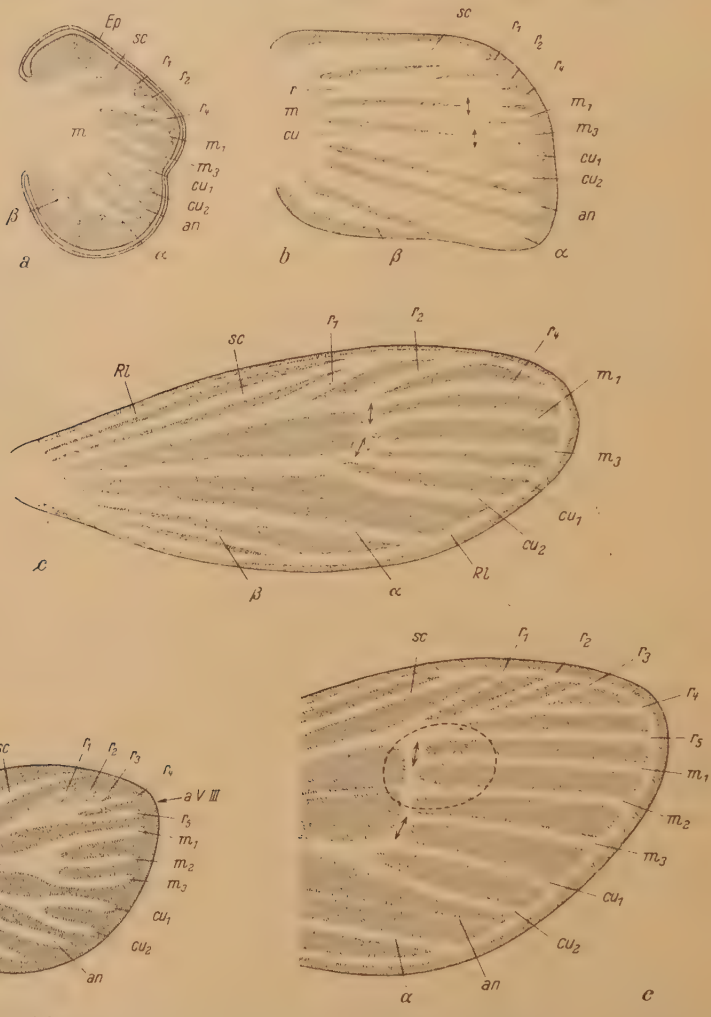


Abb. 12a—e. Entwicklung des Lakunensystems im Flügel, schematisch. a—c *Ephestia*. a Imaginalscheibe des 6. Raupenstadiums, b frisch ausgestülpte Flügelanlage der Vorpuppe (nach KÖHLER 1932), c Flügel der jungen Puppe (nach KÜHN und v. ENGELHARDT 1933). d, e *Ptychopoda*. d primäres Lakunensystem, e Ausbildung des definitiven Verzweigungssystems. Eingefaßt der Bereich, in dem die zentralen Lakunenverbindungen durch *Va* beeinflußt werden.

und an bestimmten Stellen auf kurze Strecken hin unterbrochen. Während des Wachstums der Flügelanlage in der Vorpuppe werden die Lakunen in die Länge gestreckt, und kurz vor der Verpuppung verbreitern sich die Scheidewände zwischen ihnen. Dabei werden an den Durchbruchsstellen die Querlakunen hergestellt, welche die Discoidalquerader bilden, die m_1 mit dem Radius- und m_3 mit dem Cubitusast verbindet. Eine Randlakune, die dem Flügelrande

parallel läuft, eröffnet jetzt eine Verbindung zwischen allen Lakunen. Im *jungen Puppenflügel* werden dann bestimmte Lakunen zurückgebildet: Die Analis-Lakune und der Mediastamm verschwinden (Abb. 12c). Damit haben die *m*-Äste nur noch Anschluß an *r* und *cu* und werden von dorther mit den neu einwachsenden sekundären Tracheen versorgt. Bei *Ptychopoda* (Abb. 12d, 12e) ist das Adersystem etwas anders als bei *Ephestia*, aber die Ausbildung der sekundären Lakunenverbindungen im zentralen Flügelgebiet verläuft prinzipiell gleich, nur schließt sie hier im Normalfall, nicht wie bei *Ephestia* cu_1, m_3, m_1 und r_4, sondern cu_1, m_3, m_2, m_1 und *r* zusammen (Abb. 12d, 12e). *In der Vorpuppe und jungen Puppe werden also die Verbindungen der Lakunen in der Flügelmitte und damit die Abzweigungsverhältnisse der Adern endgültig festgelegt.*

Die Abänderungen der Aderung infolge der Wirkung von *Va* muß auf *Änderungen der Lakunenentwicklung in bestimmten Entwicklungsstadien* beruhen. In der Normalentwicklung werden Teile des Lakunensystems durch *Lakunenverschmelzung* zurückgebildet. So vereinigen sich auf dem Hinterflügel von *Ephestia* die *sc*- und die r_1-Lakune und bilden dann eine einzige Ader (Köhler 1932, S. 641, Abb. 34, 35). Auf dem Vorderflügel von *Ephestia* verschmilzt die *sc*-Lakune (Abb. 12) unter dem Einfluß mehrerer Gene in verschiedenem Grade mit r_1 bzw. mit *r* (Henke u. Behrhorn 1946). Bei *Ptychopoda* verschmelzen auf dem Hinterflügel die r_5- und die m_1-Lakune bis zu einer weit distal gelegenen Gabelungsstelle (Abb. 9a). Diese kann in *Va*-Flügeln proximal oder distalwärts verschoben werden (Abb. 9b, 9c) und das völlige Fehlen der r_5-m_1-Gabelung (Abb. 9d) kann auf eine völlige Verschmelzung zurückgeführt werden. Eine Verschiebung der Aderverzweigung distalwärts kann auch in andern Fällen auf solchen Verschmelzungsvorgängen beruhen (Abb. 3c, 3e, 3g, 3i). Bei einigen *Va*-Flügeln mit *unvollkommenen Adern* erscheint es möglich, daß durch sekundären Verschluß distale oder proximale Lakunenstücke verschwunden sind, wie in der Normalentwicklung *m* und *an*; denn man kann im Flügelbild die fehlenden Aderstücke ergänzen und erhält ein normales Adermuster (Abb. 6b, 6f, 10g, 10i). In andern Fällen sind auch noch andere Anomalien in der Umgebung der unvollständigen Adern vorhanden, so daß diese sich nicht mehr einfach in das normale Lakunenmuster einfügen lassen (Abb. 6a, 6c—e). Manchmal ist der Flügel durch die vollkommen vorhandenen Adern schon in gleichgroße Felder aufgeteilt (Abb. 6d, 6e, 7a) oder die unvollständigen Adern sind überzählige Zweige an einer Ader (Abb. 6c, 10b) oder überzählige Stücke, die vom Flügelrand ausgehen (Abb. 10e). Der *Ausfall ganzer Adern* bei *Va* kann nicht auf einem sekundären Aderverschluß beruhen; denn dann müßte man Bilder finden, wie sie die Abb. 4a—d zeigen. Sie treten aber nie auf; vielmehr ist durch Veränderung der Abstände der andern Adern (Abb. 5b, 7a, 10b, 10d) oder durch überzählige Aderverzweigungen eine annähernd gleichmäßige Aufteilung der distalen Flügelfläche erzielt. Der *Ausfall ganzer Adern, viele unvollständige Adern und alle überzähligen Adern beruhen sicher auf einer Abänderung der ersten Anlage der Gliederung des Blutraumes der Imaginalscheibe der Raupe in die Äste des Lakunensystems* (Abb. 12a).

Im Gegensatz zu diesen Anomalien wird die *Verschiebung der Abzweigungsorte*, wie sie sich in der Flügelmitte zwischen m_1, m_2 und r_5 abspielt (Abb. 2, 3), erst *in der Vorpuppe und der jungen Puppe* vollzogen (Abb. 12b, 12c, 12e), wenn

durch Querverbindungen und Scheidewandbildung das endgültige Lakunensystem hergestellt wird, dessen Epithel dann die Adern ausscheidet.

Wenn man die durch die Mutation *Va* bedingten Abänderungen der Flügeladerung auf die Normalentwicklung des Flügels bezieht, so ergibt sich also folgender Schluß: *Wenn die Wirkung des mutierten Allels erst spät (in der Vorpuppe oder jungen Puppe) eintritt, wird nur die Verbindung der Aderäste im mittleren Flügelgebiet abgeändert; wirkt sich das mutierte Allel früher (in der Imaginalscheibe der Raupe) aus, so wird die erste Anlage der Endäste der Adern getroffen und damit das distale Verzweigungssystem mehr oder weniger abgeändert.* Nur in ganz wenigen Fällen greift die *Va*-Wirkung von dem frühen in das späte Entwicklungsstadium über. Während distale Aderanomalien häufig auf einem Flügel nebeneinander vorkommen, ist eine Kombination zentraler Verzweigungsverschiebungen mit distalen Anomalien sehr selten (Tabelle 3 und 5). Von den 5 beobachteten Fällen betreffen 4 die abgeänderten Verzweigungstypen III und IV. Wahrscheinlich begünstigt eine schon in der ersten Lakunenaufteilung vollzogene, weiter als im Normalfall proximalwärts greifende Scheidung der r_5-Lakune von der r-Gruppe (Abb. 12d, *a.V. III*) dann die Querverschmelzung von r_5 mit m_1 (vgl. Abb. 10g). Auch bei hochgradiger Veränderung der Endverzweigungen des Adersystems infolge früh einsetzender *Va*-Wirkung können die zentralen Verästelungen ganz normal ausgebildet werden (Abb. 6c—e, 7a, 7b, 8b, 10). Gerade die bei Spätwirkung von *Va* häufigste Veränderung der Aderverästelung in der Flügelmitte (Typus I) zeigt sich nie, die zweithäufigste (Typus II) nur einmal neben einer Aderanomalie in dem distalen Flügelgebiet. Die in der Vorpuppe und der jungen Puppe sich vollziehenden Aderverbindungen, die durch eine späte *Va*-Wirkung verändert werden, werden also durch eine frühe fast nie mit betroffen. *Das mutierte Allel greift also nur eine gewisse Zeit lang in die Entwicklung ein und wirkt unmittelbar auf die gerade in dieser Zeit ablaufenden Vorgänge der Lakunenentwicklung.*

Die Erscheinung, daß der *Zeitpunkt des Auftretens der Va-Wirkung wechselt*, gleicht der Wirkungsweise von *vd* bei *Ephestia* (KÜHN 1944). Bei dieser Mutation entspricht die gradweise stärker und anders sich ausprägende Störung der Schuppenentwicklung den durch Hitzereize in verschiedenen Zeiten der Puppenruhe erzielten Modifikationen der Schuppenausbildung, und aus dieser Parallelität wurde der Schluß gezogen, daß die Wirkung von *vd* auf die Formbildung der Schuppen in einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung einsetzt und daß ihr Einsetzen zeitlich variiert. Durch *vd* wird jeweils ein bestimmter Determinationsschritt getroffen, welcher die ganze Weiterentwicklung der Schuppe festlegt; ein Übergang zur normalen Entwicklung findet, im Gegensatz zu der Wirkung von *Va* auf die Aderbildung, nicht statt.

Zusammenfassung.

Die Mutation *Va* bewirkt schwach dominant mit geringer Penetranz Unregelmäßigkeit der Aderausbildung. Der Betrag der Penetranz wird vom Geschlecht beeinflußt.

Bei geringer Störung der Ausbildung der Blutlakunen, deren Epithel die Adern als Chitinverstärkungen bildet, wird nur der Abzweigungsort bestimmter Adern im mittleren Flügelgebiet verändert, oder diese Adern werden wenig

verbogen. Als stärkere Störungen treten Ausfall ganzer Adern, unvollständige Adern, überzählige Verzweigungen, starke Aderverbiegungen oder Aderverzweigungen im distalen Flügelgebiet auf.

Die starken Störungsformen, die mannigfach miteinander kombiniert sein können, beruhen auf einer Veränderung der ersten Anlage des Lakunensystems in der Imaginalscheibe der Raupe; die Veränderungen der Abzweigungsorte der Adern im mittleren Flügelgebiet werden durch Veränderungen der Querverschmelzungsvorgänge der Lakunen im Vorpuppenflügel und Flügel der jungen Puppe erzeugt. Sie kommen nur ganz selten neben den starken Störungen des Adersystems vor.

Die Wirkung von *Va* schwankt also in der Zeit ihres Einsetzens und dauert nur eine gewisse Zeit lang an; sie trifft nur die Vorgänge unmittelbar, die während ihres Wirksamwerdens gerade ablaufen. Nach einer Störung in einem frühen Stadium wird die spätere Lakunenentwicklung normal vollzogen.

Das Zeichnungsmuster zeigt primäre und sekundäre Abhängigkeiten von der Aderausbildung.

Literatur.

Behrends, J.: Über die Entwicklung des Lakunen-, Ader- und Tracheensystems während der Puppenruhe im Flügel der Mehlmotte *Ephestia kühniellà* Zeller. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30** (1935). — Bryk, F.: Die Abhängigkeit der Augenflecke vom Flügelgeäder in der Gattung *Parnassius* Latr. Zool. Jb. Morph. **62** (1931). — Comstock, J. H. and J. G. Needham: The Wings of Insects. Amer. Naturalist **32/33** (1889/90). — Enderlein, G.: Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* von ontogenetischem Standpunkt. Ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schmetterlinge. Zool. Jb., Abt. Anat. **16** (1902). — Henke, K.: Untersuchungen an *Philosamia cynthia* Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel. Roux' Arch. **128** (1933). — Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden auf entwicklungsphysiologischer Grundlage. Nova Acta Leopold (D.), N. F. **4** (1936). — Über Feldgliederungsmuster bei Geometriden und Noctuiden und den Musterbauplan der Schmetterlinge. Nachr. Akad., Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1941**. — Henke, K. u. Ch. Berhorn: Über variable Erbmerkmale der Flügeltracheen bei *Ephestia* und ihre Beziehungen zum Geäder. Z. Naturforsch. **1** (1946). — Köhler, W.: Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24** (1932). — Erbliche Ausfallserscheinungen und Regulationen am pupalen Flügeltracheensystem von *Ephestia kühniella* Zeller. Biol. Zbl. **60** (1940). — Kühn, A.: Über eine die Schuppenformbildung und Schuppenpigmentierung beeinflussende Mutation (*vd*) von *Ephestia kühniella* Zeller Biol. Zbl. **64** (1944). — Über eine Mutation mit wechselnder und zeitlich begrenzter Wirkung bei *Ptychopoda seriata*. Z. Naturforsch. **1** (1946). — Kühn, A. u. M. v. Engelhardt: Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kühniella* Zeller. Roux' Arch. **130** (1933). — Über eine melanistische Mutation von *Ptychopoda seriata* Schrk. (*at*$^+$ → *At*) und die Abhängigkeit der *at*$^+$ und *At* zugeordneten Merkmale von Außenbedingungen. Biol. Zbl. **57** (1937). — Mutationen und Hitzemodifikationen von *Ptychopoda seriata* Schrk. Biol. Zbl. **64** (1943). — Kuntze, H.: Die Flügelentwicklung bei *Philosamia cynthia* Drury, mit besonderer Berücksichtigung des Geäders, der Lakunen und der Tracheensysteme. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30** (1935). — Spuler, A.: Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Z. wiss. Zool. **53** (1892). — Süffert, F.: Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. Roux' Arch. **120** (1929).

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen.

GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AM FLÜGELGEÄDER DER MEHLMOTTE EPHESTIA KÜHNIELLA ZELLER.

Von

CHRISTEL BERHORN.

Mit 22 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. März 1948.)

Inhalt.

I. Material und Technik 448
II. Die Entwicklung des Hinterflügelgeäders und die Richtungen seiner Variabilität im Radiusbereich 449
III. Die Variabilität des Geäders in den näher untersuchten Zuchtstämmen . . . 454
IV. Der Einfluß der Zuchttemperatur auf das Geäder 458
V. Kreuzungsanalyse der näher untersuchten Stämme 460
1. Die Verschmelzung der Radiusäste 460
2. Der Abstand der Radiusäste 467
VI. Zur Phänogenetik der festgestellten Erbunterschiede im Geäder 469
VII. Die Variabilität der Tracheensysteme bei den untersuchten Stämmen 472
1. Das primäre Tracheensystem 472
2. Das sekundäre Tracheensystem 475
Zusammenfassung 477
Literatur 478

Unter den Musterbildungsproblemen, die den Insektenflügel betreffen, stellt die Entstehung des Adermusters eine eigene Frage dar. Über sie wissen wir einstweilen sehr wenig. Als daher das Auftreten von unterschiedlichen Geäderformen in den Zuchtstämmen von *Ephestia kühniella* ZELLER des Göttinger Institutes die Möglichkeit gab, diese Frage anzugreifen, wurde die Gelegenheit wahrgenommen. Die Formen wurden genetisch analysiert und in gewissem Umfang auch entwicklungsphysiologisch untersucht.

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mir Herr Prof. Dr. K. HENKE, dem ich für die Anteilnahme und die stete Förderung der Untersuchungen recht herzlich danke.

I. Material und Technik.

Die *Aufzucht* der Mehlmotten erfolgte nach den von KÜHN und HENKE (1929) beschriebenen Methoden. Die Zuchttemperatur wurde konstant auf 18° gehalten. Bei den Untersuchungen kamen vorwiegend Einzelzuchten zur Verwendung, deren Individuenzahl schwankte; meist betrug die Nachkommenschaft aber mehr als 100 Individuen. Abgesehen von wenigen Ausnahmen, die im weiteren Verlauf der Arbeit genannt werden, wurde nur der rechte Flügel ausgewertet.

Zur Untersuchung des *Geäders am Imago-Flügel* wurden die Flügel mit Schutzleistenkitt an der Flügelwurzel auf Objektträger befestigt und zur besseren Sichtbarmachung des Geäders mit einem Tropfen Xylol benetzt. Diese Maßnahme konnte an einem Flügel beliebig oft vorgenommen werden, ohne daß die Möglichkeit einer Nachprüfung herabgesetzt wurde. Die Flügel wurden unter dem Binokular bei 24facher Vergrößerung angesehen.

Zur Prüfung des *pupalen Ader- und Tracheensystems* erwies sich die Herstellung von Glyzerin-Gelatine-Präparaten als zweckmäßig. Es wurden 4—5 Stunden alte Puppen untersucht. Die Präparation des Hinterflügels bereitet auf diesem Stadium keinerlei Schwierigkeiten. Die Flügel werden unter Wasser an der Flügelwurzel mit dem Präpariermesser abgetrennt und können dann leicht mit dem Chitinhäutchen abgehoben werden. Die Überführung der Flügel in Glyzerin-Gelatine erfolgte von 70%igem Alkohol aus. Trotz der Einschaltung von 5—6 Zwischenstufen von Alkohol und Glyzerin war eine Schrumpfung des Flügels nicht immer vermeidbar.

Bei der Untersuchung des *sekundären Tracheensystems*, die nur am fertigen Flügel vorgenommen wurde, wurden verschiedene Methoden angewandt. Die Einbettung des entschuppten Flügels in Glyzerin eignet sich weniger für den Untersuchungszweck, da das Glyzerin von der Basis her in die Adern zu dringen pflegt und deren tracheale Besetzung zum mindesten im basalen Teil des Flügels unkenntlich macht. Insbesondere bereitet jedoch die geringe Benetzbarkeit des Flügels mit Glyzerin Schwierigkeiten bei der Einbettung. Da dünnflüssiges Caedax den Flügel besser benetzt als Glyzerin, wurde dieses an seiner Stelle genommen. Auch zeichnet eine relativ lange Haltbarkeit die Caedaxpräparate aus. Sie hielten sich etwa 2 Tage, so daß eine eingehende Prüfung des Tracheensystems möglich war. Schätzungsweise 300 Tiere wurden auf diese Weise untersucht. Allerdings wurde auch bei Anwendung dieser Methode in mehreren Fällen ein Eindringen der Einbettungsflüssigkeit in die Adern beobachtet. Dieser Nachteil der Caedaxeinbettung tritt nun bei dem Schnellverfahren der einfachen Xylolbehandlung nicht ein. Die Flügel werden an der Basis abgeschnitten, möglichst schnell mit Schutzleistenkitt an der Flügelwurzel auf Objektträger geklebt und mit Xylol benetzt. Jedoch sind die Tracheen nur etwa 20 Min. sich bar. Ein gutes Eingearbeitetsein in die Materie ist daher die Voraussetzung für dieAnwendung dieses Verfahrens. Von ungefähr 800 Tieren wurde auf diese Weise die tracheale Besetzung festgestellt. — Die Prüfung des sekundären Tracheensystems erfolgte unter dem Binocular bei 64facher Vergrößerung. Mindestens je ein Vertreter der typischen und ferner alle atypisch erscheinenden Tracheensysteme wurden in Bleistiftskizzen festgehalten. Außerdem wurde jedes Tier einzeln registriert.

II. Die Entwicklung des Hinterflügelgeäders und die Richtungen seiner Variabilität im Radiusbereich.

Die Entwicklung des Hinterflügelgeäders der Mehlmotte wurde eingehend von Köhler (1932) und Behrends (1936) untersucht und beschrieben. Danach ist das Blutlakunensystem bereits in der *Imaginalscheibe* angelegt und läßt, wie Abb. 1 a zeigt, folgende Äste erkennen: Auf die dem Vorderrand am nächsten gelegene Blutlakune der Subcosta (*s*) folgt der Radius (*r*), der sich nahe der Flügelbasis in die r_1- und r_2-Lakunen gabelt. Die anschließenden Lakunen der Media (*m*) und des Cubitus (*cu*) beginnen ebenfalls mit einem Stammstück und zerfallen wie der Radius in je zwei Endäste, einmal in m_1 und m_3 und zum andern in cu_1 und cu_2. Demgegenüber ist die nun folgende Analis (*an*) ungegabelt, desgleichen die beiden Axillarlakunen α und β.

Die weitere Entwicklung des Adersystems ist vornehmlich durch ein langsames Schwinden bestimmter Scheidewände gekennzeichnet. So ist in der eben ausgestülpten Flügelanlage der *Vorpuppe* (Abb. 1 b) der zwischen der Subcosta- und Radiuslakune ursprünglich vorhandene Trennungssteg bis auf einen geringen Rest zwischen den distalen Enden zurückgebildet worden; zwischen den Radiusästen und weiterhin zwischen der m_3- und der cu_1-Lakune ist eine kurze Vereinigung hergestellt, und von der Basis bis zur Flügelmitte reichend hat eine Verschmelzung der r_2- und *m*-Lakune stattgefunden, so daß sich die r_2 + *m*-Lakune nunmehr in die 3 Äste r_2, m_1 und m_3 gabelt, von denen sich die r_2- der r_1- und die m_3- der cu_1-Lakune anlegt.

Der *Puppenflügel* zeigt ein ähnliches Aderbild (Abb. 1c), nur hat sich die Subcosta nun vollkommen mit der r_1-Lakune vereinigt. Die gegenüber dem Vorpuppenstadium relativ längere Verschmelzungsstrecke der r_1- und r_2-Adern ist offenbar durch ungleichmäßiges Wachstum der einzelnen Flügelteile bedingt.

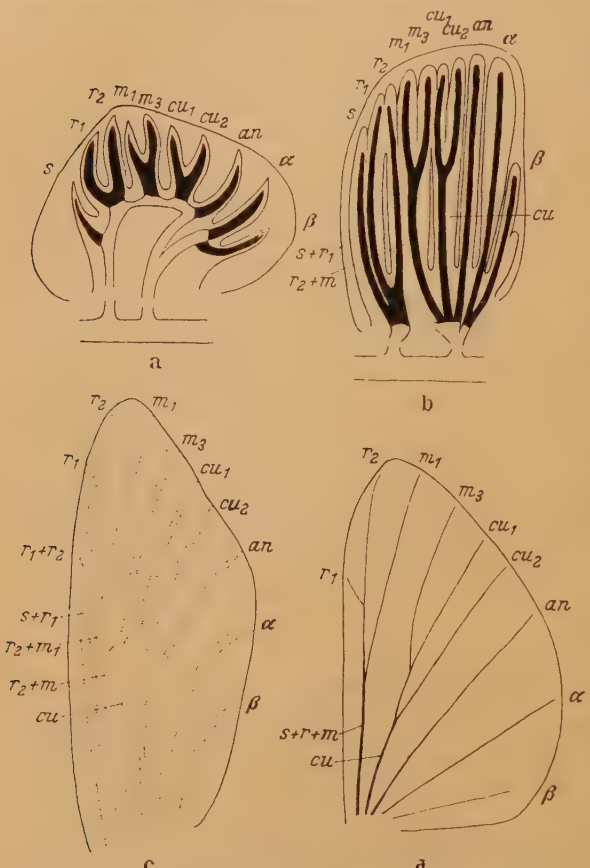


Abb. 1a—d. Die Entwicklung des Mehlmottenhinterflügels. a Flügelanlage der jungen Raupe, b ausgestülpte Flügelanlage in der Vorpuppe, c Puppenflügel, d Imaginalflügel; nach KÖHLER und BEHRENDS, abgeändert.

Den *Imaginalflügel* mit der bisher in der Literatur beschriebenen Form des Geäders zeigt Abb. 1d. Hier ist der Verschmelzungsprozeß noch weiter fortgeschritten, da nun auch der Rest des Trennungssteges zwischen den $s + r_1$- und $r_2 + m$-Lakunen wegfällt. Die dem Vorderrand am nächsten gelegene Ader stellt also nun in ihrem basalen Teil ein Verschmelzungsprodukt der s-, r_1-, r_2- und m-Lakunen dar. Etwa in der Flügelmitte gabelt diese sich in den r_1+r_2- und den m_1-Ast, von denen sich der $r_1 + r_2$-Ast kurz vor der distalen Endigung nochmals in die r_1- und r_2-Adern aufteilt. Die m_3-Ader ist im Imaginalflügel dem Cubitussystem angegliedert. Basalwärts der Berührungsstelle ist nämlich das Lumen der m_3-Ader kurz vor dem Schlüpfen der Imago stark reduziert worden und daher nur sehr schwach ausgebildet und kaum mehr zu erkennen. — Im übrigen deckt sich das Adersystem des Imaginalflügels mit dem der früheren Stadien: Die Analis und die beiden Axillaradern sind ungegabelt und verlaufen völlig isoliert voneinander.

Sämtliche von mir untersuchten Hinterflügel besitzen nun ein von dieser Norm verschiedenes Geäder, und zwar betreffen die Abweichungen ausschließlich den Radiusbereich. Die Radiusäste verlaufen entweder getrennt, oder sie sind mehr oder weniger stark miteinander verschmolzen. In keinem Fall hat aber die Verschmelzung auch auf die Stämme der Radiusäste $s + r_1$ und $r_2 + m$ übergegriffen.

Wie die Untersuchung der Zuchten weiterhin zeigt, *variiert das Geäder in verschiedenen Richtungen*. Eine Variationsreihe führt vom divergierenden Verlauf (Abb. 2a) zu dem höchsten jetzt beobachteten *Verschmelzungsgrad der*

Radiusäste (Abb. 2h). Den ersten Schritt zur Berührung der Radiusadern stellt eine in der Gegend der distalen Radiusgabelung liegende Knickung der r_1-Ader dar (Abb. 2b). Eine zur r_2-Ader gerichtete Einkrümmung an der betreffenden Stelle bildet die nächste Stufe der Annäherung (Abb. 2c). Es kommt hier zu einer Berührung der Adern (Abb. 2d) und dann zu ihrer bis zur Gabelung der $r_2 + m_1$-Ader fortschreitenden Verschmelzung (Abb. 2d—h). Weiteres Fortschreiten der Aderverschmelzung entsprechend dem von Behrends beobachteten Zustand wurde wie erwähnt nicht festgestellt. *Schwache Wirkungsgrade* der für die Verschmelzung der Radiusäste verantwortlichen Entwicklungsfaktoren *kommen also nur in einem eng umgrenzten Gebiet in der Flügelspitze zur Geltung. Mit zunehmender Stärke dehnt sich die Wirkung von hier in basaler Richtung aus.* Wie aus einem Vergleich der hier beschriebenen Geäderformen mit den in Abb. 1

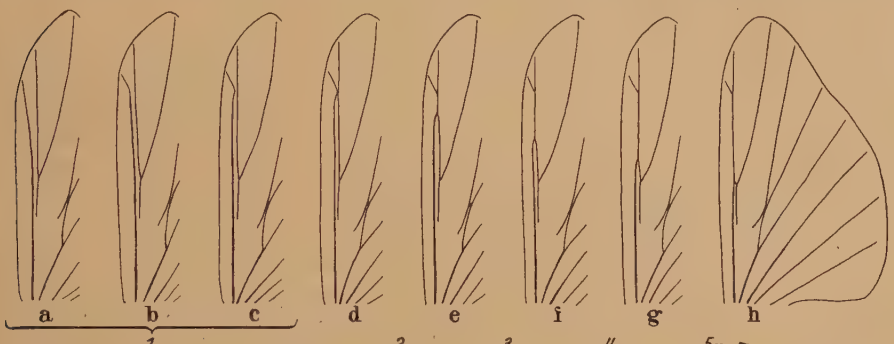


Abb. 2 a—h. Variationsreihe der Verschmelzung der Radiusäste, d—g Klassengrenzen.

gezeigten Lakunenbildern hervorgeht, *entsprechen die verschiedenen Variationsstufen der Aderverschmelzung bei der Imago aufeinanderfolgenden ontogenetischen Stadien.* Der jetzt festgestellte Extremtyp mit fast völliger Vereinigung der Radiusäste läßt sich mit dem Vorpuppen- und Puppenzustand vergleichen. Bei dem von Behrends beobachteten Typ geht die Aderverschmelzung noch weiter.

Für die genetischen Analysen wurde der Verschmelzungsgrad der Radiusäste quantitativ erfaßt, und zwar wurden Klassengrenzen entsprechend den Abb. 2d bis g festgesetzt.

Zu Klasse 1 gehören demnach Varianten, die getrennten Verlauf der Radiusäste zeigen; bei den Varianten der übrigen Klassen sind diese in verschiedenem Grade miteinander verschmolzen. Die Verschmelzung nimmt hier von Klasse zu Klasse um denselben Betrag zu. Die Klasse 2 umfaßt Varianten, bei denen Aderverschmelzung im distalen Viertel der Strecke zwischen der Abzweigungsstelle des r_1-Astes und der Gabelung der $r_2 + m_1$-Ader eingetreten ist (vgl. Abb. 1c). Bei den Varianten der Klasse 3 ist sie auf $^1/_4$ bis $^1/_2$ und bei denen der Klasse 4 auf $^1/_2$ bis $^3/_4$ der angegebenen Strecke fortgeschritten. Bei den Varianten der Klasse 5 schließlich geht sie auch darüber hinaus. Im Extremfall sind hier nur noch Spuren der Trennung der Radiusäste vorhanden. Varianten mit den in Abb. 2 d—g gezeigten Aderbildern wurden stets zur höheren Klasse gerechnet.

Außer der Verschmelzung variiert auch der *Abstand der Radiusäste*. Bei der Klassifikation erwies es sich als tunlich, nicht Klassengrenzen, sondern Klassentypen festzulegen (Abb. 3).

Die Zuordnung der Varianten zu einer der 4 Aderabstandsklassen erfolgte auf Grund einer Schätzung des Abstandes an der in Abb. 3 durch ein kleines Rechteck gekennzeichneten

Stelle. In Zweifelsfällen wurden die Varianten jeweils der höheren Klasse zugeordnet. Da eine Beurteilung des Aderabstandes bei Vertretern mit hochgradiger Aderverschmelzung nicht durchführbar ist, mußten Varianten, die hinsichtlich des Verschmelzungsgrades der Klasse 5 angehörten, bei der statistischen Auswertung ausgeschaltet werden.

Abb. 3. Typische Vertreter der 4 Klassen des Abstandes der Radiusäste. Die nicht eingetragenen Strecken der Radiusäste können in verschiedenem Grad verschmolzen oder unverschmolzen sein.

Als drittes Element der Variabilität des Geäders im Radiusbereich ist schließlich die *Aderunterbrechung* zu nennen (Abb. 4). Eine Unterbrechung zeigt bei den untersuchten Stämmen nur die r_2-Ader, die in jedem Teil — mit Ausnahme des freien distalen Endes — unterbrochen sein kann.

Die Unterbrechung in der r_2-Ader wurde, abgesehen von ganz wenigen Ausnahmen, nur in bestimmten Stämmen beobachtet, und zwar wurde sie zunächst bei der Prüfung des hinsichtlich des Adermusters anscheinend schon ziemlich rein gezüchteten Stammes K festgestellt, der durch relativ weiten Abstand der Radiusadern charakterisiert war.

Abb. 4. Verschiedene Grade der Unterbrechung in der r_2-Ader.

Das Maximum der Variationsreihe für den Verschmelzungsgrad der r_1- und r_2-Adern lag bei diesem Stamm schätzungsweise in Klasse 2 oder 3. Da es die Klassifikation des Abstandes und des Verschmelzungsgrades der Radiusäste erschwerte, wurde versucht, das Merkmal der Aderunterbrechung allmählich aus den Beständen auszumerzen. Die Selektion blieb jedoch ohne Erfolg. Die Weiterzucht des K-Stammes wurde deshalb unterlassen, zumal es gelang, das Merkmal des weiten Aderabstandes in einem anderen Stamm, dem J-Stamm, zu züchten. Dieser zeigte zwar ebenfalls Unterbrechung der r_2-Ader. Sie trat jedoch hier zu Beginn der Selektion auf weiten Aderabstand in geringerem Maße auf und fehlte in einzelnen Zuchten fast ganz, so daß scheinbar eine von dem Aderabstand unabhängige Vererbung der Aderunterbrechung vorlag. Daher wurde auch versucht, als sich die Möglichkeit dafür ergab, den für K kennzeichnenden Geädertyp (weiter Aderabstand) ohne Unterbrechung in der r_2-Ader aus dem J-Material neu zu ziehen. Trotz sorgfältiger Selektion ist mir jedoch sowohl

in dem neuen Selektionsstamm als auch im J-Stamm die Ausmerzung dieses Merkmals nicht gelungen. In beiden Fällen war die r_2-Ader relativ oft unterbrochen.

Die bisherigen Beobachtungen lassen schließen, daß *die Aderunterbrechung genetisch bedingt* ist. Weiterhin ist anzunehmen, daß diese *zu dem Merkmal des weiten Aderabstandes in Korrelation* steht, da Zuchten mit engem Aderabstand kaum eine Unterbrechung der r_2-Ader zeigen und diese nur in Stämmen mit weitem Abstand der Radiusäste vorkommt. Von einer weiteren Untersuchung wurde Abstand genommen.

Einen Überblick über die Verschiedenheiten des Adermusters bei den *als Ausgangsmaterial für die vorliegenden Untersuchungen benutzten Stämmen* gibt Tabelle 1. Die bislang in der Literatur beschriebene und in Abb. 1d gezeigte Geäderform, bei der die Vereinigung der Radiusäste auch auf deren Stämme $s + r_1$ und $r_2 + m$ übergegriffen hat, wurde nicht vorgefunden; jedoch war der ihr am nächsten stehende Typ mit etwa bis zur Flügelmitte reichender Verschmelzung der häufigste. Da nur etwa die Hälfte der vorhandenen Zuchtstämme untersucht wurde, kann nicht sicher beurteilt werden, ob der zuerst genannte Geädertyp bei Beginn der Untersuchungen bereits ausgestorben oder noch bei einzelnen Stämmen vorhanden war. Bei späteren gelegentlichen Nachprüfungen wurde er ebenfalls nicht festgestellt. — Ferner ergibt sich, daß die verschiedenen Merkmalstufen des Verschmelzungsgrades und des Abstandes der beiden Radiusäste im allgemeinen mit bestimmten Stammerkmalen nicht verknüpft sind. Die einzige aus der Tabelle 1 ersichtliche Beziehung besteht darin,

Tabelle 1. *Typus des Geäders bei verschiedenen Zuchtstämmen. Der mit „stark" gekennzeichnete Verschmelzungsgrad entspricht einer Vereinigung der Radiusäste etwa bis zur $r_2 + m_1$-Gabelung. Der Abstand der Radiusäste läßt sich hier nicht angeben.*

Stamm	Selektionsmerkmal	Verschmelzung der Radiusäste	Abstand der Radiusäste	Unterbrechung in r_2
A	Schlanke Flügel	stark	—	nicht vorhanden
B	Plumpe Flügel	stark-mittel	eng	nicht geprüft
C	Dunkles Feld (geschlechtsgebunden)	stark-mittel	eng	„ „
D	Dunkles Feld (nicht geschlechtsgebunden)	stark	—	„ „
E	Rote Augen	stark	—	„ „
G	Sandfarben, rotäugig	mittel-fehlend	eng	„ „
H	Sandfarben	stark	—	„ „
J	Schwarzschuppig	fehlt	eng-weit	vorhanden
K	Normal	mittel	weit	„
L	Schwarzschuppig, verschobene Binden	fehlt	weit	nicht geprüft
M	Verschobene Binden, wildfarbig	mittel	nicht geprüft	„ „
O	Großschuppig	stark	—	„ „
P	Vereinzelt riesenschuppig	stark	—	nicht vorhanden

daß der Typ mit getrenntem Verlauf der Radiusäste nur bei schwarzschuppigen Stämmen (J, L) auftritt. Wie bei der Kreuzungsanalyse nebenbei festgestellt wurde, ist jedoch ein genetischer Zusammenhang zwischen Schwarzschuppigkeit und getrenntem Verlauf der Radiusäste nicht vorhanden.

III. Die Variabilität des Geäders in den näher untersuchten Zuchtstämmen.

In den eben beschriebenen Stämmen wurden bereits zu Beginn der Untersuchungen Zuchten vorgefunden, die sich hinsichtlich der Geäderformen als genetisch einheitlich erwiesen und für Untersuchungszwecke verwandt werden konnten. Weitere Rassen wurden durch Selektion in bestimmter Richtung gewonnen. Ihre Verwendung für Kreuzungen erfolgte stets erst dann, wenn durch das Selektionsexperiment ihre genetische Einheitlichkeit nachgewiesen werden konnte.

Tabelle 2. *Der Verschmelzungsgrad der Radiusäste in den Stämmen J, N, A und P bei getrennter Behandlung der Geschlechter.*

Stamm		Klassen 1	2	3	4	5	n	$M \pm 3\,m$
J	♀	407	3				410	1,01 ± 0,01
	♂	374	11	2			387	1,04 ± 0,03
N	♀	87	58	59	88	20	312	2,67 ± 0,22
	♂	44	37	73	82	28	264	3,05 ± 0,23
A	♀		1	11	86	304	402	4,72 ± 0,08
	♂			6	36	346	388	4,88 ± 0,06
P	♀					610	610	5,00
	♂					536	536	5,00

Vier hinsichtlich der *Verschmelzung der Radiusäste* sich unterschiedlich verhaltende Stämme, nämlich J, N, A und P wurden zur näheren Untersuchung ausgewählt. Zunächst wurde geprüft, ob ein Unterschied der Geschlechter hinsichtlich des Aderverschmelzungsgrades besteht. Wie die in Tabelle 2 angegebenen Mittelwerte zeigen, sind bei den Stämmen J, N und A die Werte für die Männchen gegenüber denen für Weibchen im Sinne höherer Verschmelzungsgrade verschoben. Auch im P-Stamm liegt diese Abhängigkeit der Merkmalsausprägung vom Geschlecht vor, kommt aber infolge der zu grob gewählten Klasseneinteilung nicht zur Geltung. *Der Verschmelzungsgrad ist demnach geschlechtskontrolliert.* Die Geringfügigkeit der zwischen den Weibchen und Männchen bestehenden Unterschiede erlaubt es jedoch, von einer gesonderten Behandlung der Geschlechter abzusehen.

Die nach Zusammenfassung der Geschlechter gewonnenen Variationskurven in Abb. 5 lassen eine *Zunahme des Verschmelzungsgrades in der Reihenfolge der Stämme* J, N, A und P erkennen. Aus einem Vergleich der auf der Abszisse eingetragenen Mittelwerte geht hervor, daß sich die Stämme J, N und A erheblich, A und P nur wenig voneinander unterscheiden. Stamm N transgrediert einerseits mit J, andererseits mit A und P.

Eine Eigentümlichkeit, die den *N-Stamm* charakterisiert, ist die Zweigipfeligkeit seiner Verteilungskurven. Neben einem geringeren Maximum in Klasse 1 wird ein Hauptgipfel in Klasse 4 ausgebildet. Dazwischen liegt ein deutliches Minimum in Klasse 2. Wie Tabelle 2 zeigt, verhalten sich beide Geschlechter in dieser Beziehung gleich. Daß die Zweigipfeligkeit der Kurve nicht eine Folge genetischer Unterschiede ist, zeigen die in Tabelle 3 angegebenen Werte. Es handelt sich um die Mittelwerte der Variationsreihen von Einzel-

zuchten des N-Stammes. Die Zuchten b, c und d gelten als nicht selektioniert, da deren Eltern mittlere, dabei teils niedere, teils höhere Merkmalsgrade besitzen. Demgegenüber stellt die Zucht a eine ausgesprochene Minus-, die Zucht e eine Plusselektion dar. Ein Unterschied im Sinne der Selektion ist nicht festzustellen. Insbesondere ist der angeführte Wert für die Plusselektionszucht e mit $2{,}46 \pm 0{,}53$ erheblich geringer als für die übrigen Zuchten, und der Wert der Minusselektionszucht a unterscheidet sich nicht wesentlich von denen der nichtselektionierten Zuchten. Das Kreuzungsexperiment, in dem sowohl Tiere der einen als auch der anderen Phänotypengruppe zur Verwendung kamen, zeigt durch die Gleichartigkeit der F_2 und Rückkreuzungen dasselbe Ergebnis.

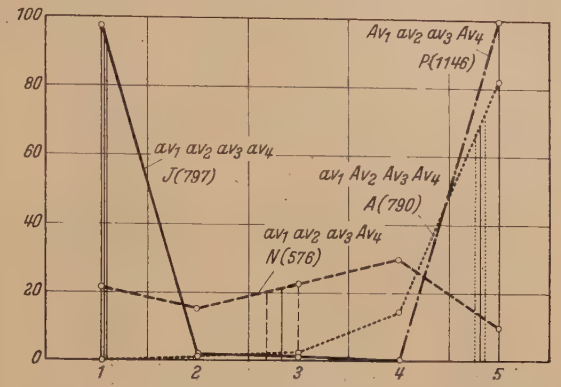


Abb. 5. Verschmelzung der Radiusäste in den Stämmen J, N, A und P. Die auf der Abszisse senkrecht stehenden ausgezogenen Geraden bezeichnen die Mittelwerte der einzelnen Kurven. Ihre dreifache mittlere Fehlerbreite ist durch in der Art der Stammkurven gezeichnete Begleitlinien wiedergegeben. Die Gensymbole bei den einzelnen Kurven bezeichnen die in der Kreuzungsanalyse festgestellten, die Aderverschmelzung beeinflussenden Erbfaktoren des betreffenden Stammes. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszisse: Klassen; Ordinate: Prozent Tiere.

Die Zweigipfeligkeit könnte weiterhin dadurch bedingt sein, daß die Klasse 1 mehrere den einzelnen mittleren Klassen der Variationsreihe entsprechende Variantengruppen umfaßt, die alle völlig getrennten Aderverlauf aufweisen und daher in einer Extremklasse vereinigt werden müssen. Auffallend ist jedoch die Tatsache, daß bei den Weibchen des N-Stammes die Klassen 2 und 3 annähernd gleich stark besetzt sind (vgl. Tabelle 2) und auch bei einer Aufteilung des in Klasse 1 vorhandenen Variantenkomplexes in mehrere kleine Gruppen eine Aufwölbung der Kurve in Klasse 2 bestehen bleiben würde. Zudem muß berücksichtigt werden, daß die Tendenz zur Bildung einer Einsattelung nicht allein im N-Stamm, sondern auch in einer Reihe von Kreuzungen festgestellt wird, wo sie in bestimmten Fällen nicht als Folge einer Aufspaltung erklärt werden kann. Das bedeutet aber, daß eine ungleich empfindlich abgestufte Variantenskala zumindest nicht allein die Ursache für die Zweigipfeligkeit der Variationskurve im N-Stamm sein kann. Vielmehr besteht eine *Tendenz zu alternativer Variabilität. Kommt es überhaupt zu einer Berührung der Radiusäste, so tritt in den meisten Fällen eine Verschmelzung dieser Adern auf längerer Strecke ein.* Erst im basalen Teil der Radiusäste nimmt die Vereinigungstendenz gleichmäßig ab.

Tabelle 3. *Mittelwerte der Variantenverteilungen hinsichtlich der Verschmelzung der Radiusäste in Einzelzuchten des Stammes N. Von den beiden für jeden der Zuchteltern angegebenen Ziffern bezeichnet die erste den Klassenwert des rechten, die zweite den des linken Flügels.*

Zucht	Zuchteltern ♀ × ♂	n	$M \pm 3\,m$
a	1/1 × 1/1	63	$2{,}78 \pm 0{,}50$
b	4/4 × 2/4	85	$3{,}06 \pm 0{,}38$
c	4/4 × 4/3	112	$3{,}39 \pm 0{,}29$
d	4/3 × 2/3	122	$2{,}93 \pm 0{,}34$
e	5/5 × 5/5	72	$2{,}46 \pm 0{,}53$

Außer dem Verschmelzungsgrad wurde auch der *Abstand der Radiusäste* in den 4 Stämmen J, N, A und P geprüft. Der *Einfluß des Geschlechtes* ist aus Tabelle 4 ersichtlich. Er liegt im Sinne eines größeren Aderabstandes bei den Weibchen, ist aber gering und nur bei Stamm N statistisch gesichert. Im folgenden werden daher die Geschlechter gemeinsam behandelt.

Tabelle 4. *Der Abstand der Radiusäste bei den Weibchen und Männchen der Stämme J, N und A.*

Stamm		Klassen 1	2	3	4	n	$M \pm 3m$
J	♀	118	270	42		430	1,82 ± 0,08
	♂	66	243	44		352	1,94 ± 0,09
N	♀		13	169	33	215	3,09 ± 0,09
	♂		6	103	72	181	3,36 ± 0,12
A	♀		1	51	20	72	3,26 ± 0,17
	♂			22	9	31	3,29 ± 0,25

Die in Abb. 6 dargestellten Kurven veranschaulichen die Variabilität des Aderabstandes in den Stämmen J, N und A. Im *J-Stamm* war die Selektion von vornherein auf niedere Klassenwerte, also einen *großen Aderabstand* gerichtet. Wie die Aufstellung der Mittelwerte in Tabelle 5 erkennen läßt, wird von der 4. Generation ab trotz der Minusselektion keine wesentliche Zunahme des Abstandes der Radiusäste beobachtet. Es ist daher anzunehmen, daß in der 4. Generation bereits der größte durch Selektion in Stamm J herstellbare mittlere Abstand der Radiusäste erreicht ist. — Die Tatsache, daß Tiere mit extrem weitem Abstand der Radiusäste nur in seltenen Fällen zur Weiterzucht gebracht werden konnten, läßt vermuten, daß die Anlage für weiten Aderabstand in homozygotem Zustand eine *Vitalitätsverminderung* verursacht. Die *Fertilität* der Extremvarianten ist, wie die erheblich herabgesetzte Legetätigkeit der Weibchen zeigt, *stark verringert*. — Für den größten Teil der Varianten des J-Stammes ist außerdem ein von der Flügelmitte an *gespreizter Verlauf der Radiusadern* wie in Abb. 2a bezeichnend; nur bei relativ wenigen Varianten des J-Stammes verlaufen die Radiusäste wie in Abb. 2b bis zur Knickung der r_1-Ader parallel zueinander. Der gespreizte Verlauf ist ein Merkmal, das fast ausschließlich dem J-Stamm zukommt und bei den Varianten des im folgenden zu besprechenden N-Stammes nur in ganz seltenen Fällen beobachtet wurde. Liegt bei diesen Varianten getrennter Verlauf der Radiusäste vor, so sind sie zueinander parallel.

Tabelle 5. *Mittelwerte ($M \pm 3m$) für den Abstand der Radiusäste in Selektionszuchten der 4.—7. Generation des J-Stammes.*

Generation	Zuchtlinie 1.	2.	3.
4.	1,75 ± 0,18	1,85 ± 0,13	1,65 ± 0,16
5.	1,71 ± 0,16	2,12 ± 0,17	1,94 ± 0,18
6.	2,23 ± 0,26		
7.	1,67 ± 0,20	1,89 ± 0,18	

Gegenüber dem J-Stamm ist für den *N-Stamm* ein weit geringerer Aderabstand bezeichnend. Gleiches gilt für die Varianten des *A-Stammes* der Aderverschmelzungsklassen 3 und 4, die auf Grund ihrer im Vergleich zu den übrigen Stammvarianten geringen Verschmelzungen der Radiusäste einer Prüfung des Aderabstandes noch zugänglich waren. Wie nun die in Abb. 6 dargestellten Variationskurven zeigen, haben die Stämme N und A einen ähnlich großen Aderabstand. Die Variationskurve der Varianten des N-Stammes ist gegen-

über der von A nur geringfügig in Richtung niedrigerer Klassenwerte verschoben.

Im *P-Stamm* ist infolge der starken Verschmelzung der Radiusäste die Beurteilung der Größe des Aderabstandes nicht möglich. Indessen kann diese indirekt aus dem Befund der Kreuzungen mit den Stämmen A und N erschlossen werden, da es sich hier zeigen müßte, wenn Stamm P Erbanlagen für einen im Vergleich zu A und N unterschiedlichen Aderabstand besitzen würde. Die F_2 der Kreuzung N × P, die zu diesem Zwecke näher geprüft wurde, verhält sich nun bezüglich des Aderabstandes, wie aus Tabelle 6 zu ersehen ist, weitgehend ähnlich wie Stamm N. Die Mittelwerte der zu vergleichenden Variationsreihen können bei Berücksichtigung ihrer 3fachen mittleren Fehler als gleich angesehen werden, und auch die Differenzen innerhalb der einzelnen Klassen sind sehr gering. Die Stämme P und N sind demnach jedenfalls nur wenig verschieden, und damit kann der P-Stamm in bezug auf den Aderabstand auch als dem Stamm A ähnlich betrachtet werden. Unter den Stämmen J, N, A und P besteht somit *hinsichtlich des Abstandes der Radiusäste ein erheblicher Unterschied nur zwischen dem J-Stamm einerseits und den Stämmen N, A und P andererseits.* Der J-Stamm besitzt einen weiten, die Stämme N, A und P einen engen Aderabstand.

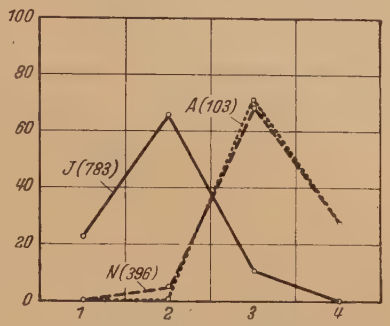


Abb. 6. Abstand der Radiusäste in den Stämmen J, N und A. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszisse: Klassen; Ordinate: Prozente Tiere.

Weiterhin wurde geprüft, ob eine Korrelation zwischen dem Aderverschmelzungsgrad und dem Aderabstand besteht. Tabelle 7 enthält die Korrelationstabellen für die Stämme J, N und A. Daraus geht hervor, daß sowohl im A-Stamm als auch im N-Stamm eine erhebliche Korrelation zwischen diesen beiden Merkmalen vorliegt, die darin besteht, daß *mit abnehmendem Abstand der Radiusäste sich deren Verschmelzungsgrad vergrößert.* Der Korrelationskoeffizient von A ist etwas geringer als der des N-Stammes. Dies ist erklärlich, da die Streuung des Aderverschmelzungsgrades in Stamm N wesentlich größer ist. Im *J*-Stamm ist eine Beziehung zwischen dem Verschmelzungsgrad und dem Abstand der Radiusäste aus der Tabelle 7 nicht ersichtlich.

Tabelle 6. *Vergleich zwischen dem N-Stamm und der F_2 der Kreuzung N × P bezüglich des Abstandes der Radiusäste.* Variationsreihen in Prozentwerten.

	Klassen			n	$M \pm 3\,m$
	2	3	4		
N	4,65	67,75	27,60	396	3,23 ± 0,08
F_2 (N × P)	3,10	67,45	29,45	120	3,26 ± 0,14
Differenz N-F_2 (N × P)	+ 1,55	+ 0,30	— 1,85		
Diff.: mDiff.	+ 0,82	+ 0,06	— 0,39		

Ein weiteres Ergebnis schließlich, das der Korrelationstabelle 7 zu entnehmen ist, betrifft die Größe des Aderabstandes in den Stämmen A und N. Es wurde bereits erwähnt, daß der N-Stamm im Durchschnitt einen etwas

Tabelle 7. *Korrelation zwischen Verschmelzungsgrad (horizontale Reihen) und Abstand der Radiusäste (vertikale Reihen).*

a) Stamm J

	1	2	3	4	5
1	182	2			
2	491	21	1		
3	85	1			
4					

783

$r \pm m_r = + 0{,}02 \pm 0{,}04$

b) Stamm N

	1	2	3	4	5
1					
2	11	4	4		
3	81	55	63	74	
4	6	13	29	57	

397

$r \pm m_r = + 0{,}37 \pm 0{,}04$

c) Stamm A

	1	2	3	4	5
1					
2			1		
3			13	60	
4				29	

103

$r \pm m_r = + 0{,}29 \pm 0{,}09$

größeren Abstand der Radiusäste besitzt als der A-Stamm. Dies liegt im Sinne der bei den einzelnen Stämmen festgestellten Korrelation. Ein Vergleich der Varianten des A-Stammes mit denen des N-Stammes gleicher Aderverschmelzung zeigt aber, daß diese Beziehung zwischen A und N nur für das Gesamtmaterial gilt. Wie nämlich aus der Korrelationstabelle 7 hervorgeht, haben *die Varianten des A-Stammes einen größeren Aderabstand als die des N-Stammes derselben Verschmelzungsklasse*, und entsprechend haben Varianten mit gleichem Aderabstand im A-Stamm einen höheren Verschmelzungsgrad als im N-Stamm. Der Aderabstand in Stamm N ist daher auch nur wenig größer als in Stamm A, weniger als wenn das Verhältnis zwischen den beiden Stämmen allein durch die innerhalb der einzelnen Stämme bestehende Korrelation bestimmt wäre.

IV. Der Einfluß der Zuchttemperatur auf das Geäder.

Bereits die Tatsache, daß Zuchten, die in Zimmertemperatur gehalten wurden, eine größere Variabilität des Geäders zeigten als solche, die sich bei einer konstanten Temperatur von 18° entwickelt hatten, ließ vermuten, daß die Temperatur die Geäderform beeinflußt. Zur näheren Untersuchung der Temperatureinwirkung wurden Zuchten der einzelnen Stämme in 25° gehalten und ihre Variationsreihen mit den bereits besprochenen Variantenverteilungen der in 18° sich entwickelnden Stämme verglichen. In Abb. 7 sind die Variationskurven der 25°-Zuchten zusammen mit denen der in 18° gehaltenen Zuchten wiedergegeben.

Die Wirkung der erhöhten Temperatur besteht zunächst in einer Herabsetzung des *Verschmelzungsgrades der Radiusäste*, die sich jedoch fast allein in

den Stämmen N und A äußert. Wie aus nachfolgenden Mittelwerten ($M \pm 3\,m$) hervorgeht, ist sie im A-Stamm erheblicher als im N-Stamm.

	18°	25°
N:	2,84 ± 0,16	2,33 ± 0,11
A:	4,80 ± 0,05	3,35 ± 0,12

Für die Variationskurve der in 25° gehaltenen N-Zuchten ist außerdem das Fehlen der für die 18°-Kurve typischen Einsattelung in Klasse 2 bezeichnend. Es kommt dadurch zustande, daß eine deutliche Vermehrung der Varianten auf Kosten der höheren Klassenwerte nur in den Klassen 2 und 3, nicht aber in Klasse 1 stattgefunden hat. Die Gesamthäufigkeit der Fälle, in denen die Radiusäste sich mindestens bis zur Berührung einander annähern, wird also

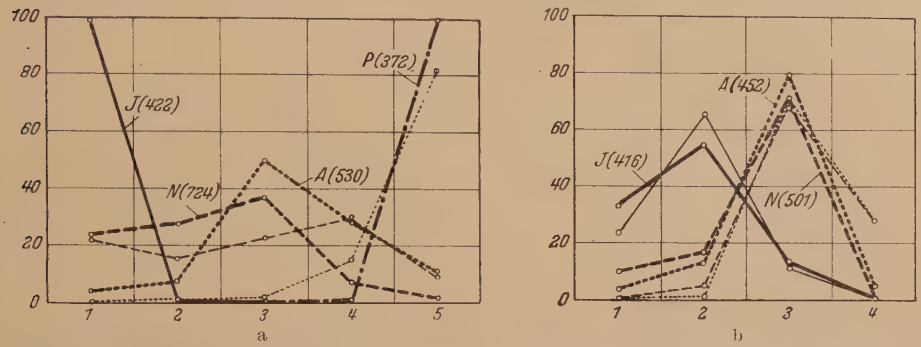


Abb. 7a u. b. Einfluß der Temperatur auf die Verschmelzung (a) und den Abstand der Radiusäste (b) Stark ausgezogene Kurven: Zucht in 25°. Schwach ausgezogene Kurven: Zucht in 18°, in a für Stämme J und P nicht eingetragen, da die Kurven sich nahezu völlig mit denen der in 25° gehaltenen Zuchten decken. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere in den bei 25° sich entwickelnden Stämmen. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

kaum vermindert, dagegen wird die Tendenz der Äste, sich im Falle einer Berührung sogleich auf längere Strecke zu vereinigen, deutlich verringert. Die schon aus der Zweigipfeligkeit der Variationskurve für die Aderverschmelzung in Stamm N zu erschließende Tatsache, daß *die Verschmelzung der Radiusäste von zwei verschiedenen, in gewissem Grad voneinander unabhängigen Entwicklungsfaktoren abhängt*, kommt hier deutlich zum Ausdruck.

Im Unterschied zu den Stämmen N und A werden J und P in ihrem Aderverschmelzungsgrad durch die erhöhte Temperatur nicht oder nur geringfügig abgeändert. Dies ist für Stamm J ohne weiteres verständlich, da die überwiegende Mehrzahl der Varianten schon bei 18° der Klasse 1 angehört. In Stamm P wird schon bei 25° der maximale Verschmelzungsgrad erreicht. In diesem Zusammenhang ist es besonders bemerkenswert, daß auch bei dem in 18° gehaltenen P-Stamm eine Verschmelzung der Radiusäste basal der Abzweigungsstelle der m_1-Ader, wie sie von früheren Untersuchern beobachtet wurde, nicht eintritt.

Der Einfluß der erhöhten Zuchttemperaturen wirkt sich auch im *Abstand der Radiusäste* aus. Die in 25° gehaltenen Tiere der Stämme J, N und A haben einen etwas größeren Aderabstand als die entsprechenden 18°-Tiere, und zwar ist dieser — wie eine Reihe von Varianten, insbesondere solche des N-Stammes zeigen — vornehmlich im basalen Teil der Radiusadern verbreitert, so daß Geäderformen, wie sie Abb. 8 zeigt, auftreten.

Das Vorkommen der *Unterbrechung in der r_2-Ader* wurde nicht registriert. Jedoch steht außer Frage, daß deren Häufigkeit durch die erhöhte Zuchttemperatur zum mindesten im N- und A-Stamm erheblich vergrößert ist.

Die Untersuchung des Temperatureinflusses führt also zu dem Ergebnis, daß *die bei 25° gehaltenen Tiere* der Stämme A und N *einen geringeren Verschmelzungsgrad, einen weiteren Abstand der Radiusäste und häufigere Unterbrechung in der r_2-Ader zeigen als die bei 18° gehaltenen.* Die Tiere der Stämme J und P hingegen werden nicht oder nur geringfügig durch die erhöhte Temperatur abgeändert. Im Hinblick auf die große Ähnlichkeit, den die durch erhöhte Tempe-

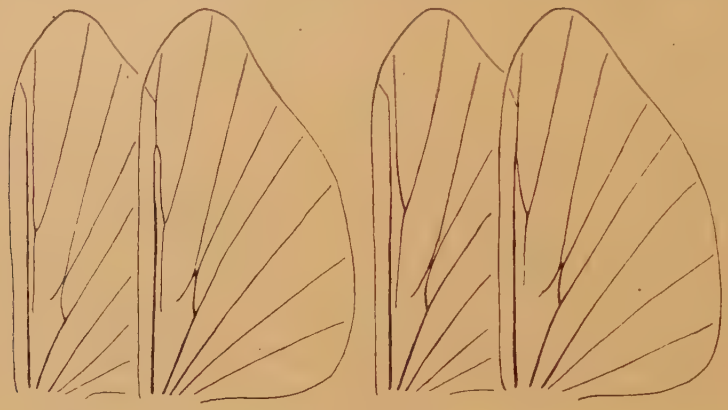


Abb. 8 a—d. Varianten des N-Stammes mit getrennten und teilweise verschmolzenen Radiusästen bei 18° (a, b) und bei 25° (c, d).

ratur bedingten Geäderformen mit den Aderungsbildern früher Entwicklungsstadien zeigen, liegt es nahe, die Wirkung der erhöhten Temperatur auf ein Festhalten bestimmter Entwicklungszustände zurückzuführen.

V. Kreuzungsanalyse der näher untersuchten Stämme.

1. Die Verschmelzung der Radiusäste.

Um Aufschluß über die genetischen Beziehungen zwischen den die Stämme J, N, A und P unterscheidenden Formen des Verschmelzungsgrades der Radiusäste zu erhalten, wurden Kreuzungsexperimente angestellt. Da zwischen reziproken Kreuzungen in keinem Fall Unterschiede festgestellt wurden, konnten diese bei der statistischen Behandlung nachträglich zusammengefaßt werden. Es empfiehlt sich, bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse die *Kreuzungen zwischen N, A und P* denen von J mit diesen Stämmen voranzustellen.

Bereits an früherer Stelle wurde die erheblich transgredierende Variabilität der beiden Ausgangsrassen der *Kreuzung $A \times P$* hinsichtlich der Verschmelzung der Radiusäste erwähnt. In der F_1, die durch Kreuzung der beiden Stämme entsteht, dominiert nahezu völlig der P-Typ. Die Hauptmasse der Varianten liegt in Klasse 5; nur Klasse 4 enthält noch einige Vertreter. Abb. 9 stellt neben den beiden Parentalrassen P und A und deren F_1 den Befund der 2. Kreuzungsgeneration dar. Sowohl in der F_2 als auch in der Rückkreuzung mit A treten Varianten mit einem geringeren Verschmelzungsgrad der Radiusadern

auf, als er in A vorkommt. In beiden Fällen ist die Klasse 1, die im A-Stamm frei von Varianten ist, noch besetzt. Ferner zeigen die Klassen 2 und 3 eine stärkere Besetzung, als bei monohybrider Aufspaltung zu erwarten wäre. Der Unterschied der Ausgangsrassen im Aderverschmelzungsgrad muß also durch *mehr als ein Genpaar* bedingt sein, und die neu aufgetretenen Minusvarianten müssen Neukombinationen von Allelen, die den Verschmelzungsgrad herabsetzen, aus den beiden Ausgangsstämmen der Kreuzung sein. Zur weiteren Analyse wurden extreme Minusvarianten der Rückkreuzung nach A isoliert weitergezüchtet und in ihrer Nachkommenschaft eine Selektion auf geringen Verschmelzungsgrad durchgeführt. Der so gewonnene bereits erwähnte Stamm N wurde mit den Stämmen P und A gekreuzt.

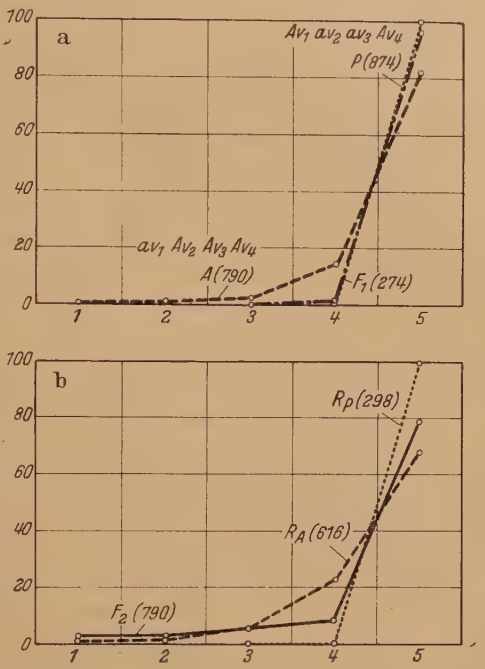


Abb. 9 a u. b. Kreuzung A × P, Verschmelzung der Radiusäste. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

In diesen und den folgenden Kreuzungen wurde zur Prüfung der Frage, ob der Unterschied der Ausgangsstämme nur durch ein Genpaar oder durch mehrere gleichsinnig wirkende Paare bedingt ist, das von Kühn und Henke (1929) eingeführte und von Hügel (1933) weiter ausgebaute Verfahren benutzt. Die Erwartung für F_2 bei monohybrider Spaltung ergibt sich daraus, daß die Phänotypen der beiden Ausgangsrassen zu je 25%, der Phänotypus der F_1 zu 50% vertreten sein müssen. Die Rückkreuzungen müssen jeweils zur Hälfte aus Individuen, die der F_1 und solchen, die der zur Rückkreuzung verwandten Rasse gleichen, zusammengesetzt sein. Bei polyfaktorieller Spaltung haben die so zu errechnenden Erwartungen keine Gültigkeit, da außer den aus den Ausgangsrassen und F_1 bekannten noch weitere Genotypen auftreten. Die Phänotypen dieser letzten sind im allgemeinen nicht bekannt. An Hand eines Vergleichs der Besetzung der Endklassen der F_2 und der Rückkreuzungen mit der Besetzung der entsprechenden Klassen bei den Ausgangsrassen und der F_1 läßt sich jedoch angeben, wieviel Faktoren mindestens an der Spaltung beteiligt sind.

Wie aus Abb. 10 hervorgeht, kann der *Unterschied zwischen den Stämmen N und P* hinsichtlich der Verschmelzung der Radiusäste mit der Annahme *nur eines Genpaares* befriedigend erklärt werden. Für dieses sei als Symbol av_1/Av_1 eingeführt, und zwar möge der kleingeschriebene Anfangsbuchstabe das den Verschmelzungsgrad verringernde, der großgeschriebene das ihn vergrößernde Allel bezeichnen. Die in den übrigen Kreuzungen festgestellten Allele werden entsprechend unterschieden. Av_1 verhält sich nahezu vollkommen dominant über av_1.

Bei der *Kreuzung* $N \times A$ (Abb. 11) ist zunächst nicht ohne weiteres ersichtlich, ob Mono- oder Polyhybridie vorliegt. Das erhebliche Zurückbleiben der F_2 in der Endklasse 5 hinter der Erwartung für Monohybridie läßt jedoch polyhybride Aufspaltung vermuten. Gegen diese Annahme spricht auch nicht die große Übereinstimmung zwischen Befund und Erwartung in der Endklasse 1

der F_2 und in beiden Endklassen der Rückkreuzungen mit den Stämmen A und N, denn hier muß mit der Möglichkeit einer zusätzlichen Besetzung durch Genotypen, die in F_1 und den Ausgangsrassen nicht vorkommen, gerechnet werden. Die einfachste mit den Befunden voll vereinbare Annahme ist die einer Beteiligung von *2 Faktorenpaaren* an den nach Kreuzung der Stämme N und A auftretenden Spaltungen. Sie sollen als av_2/Av_2 und av_3/Av_3 bezeichnet werden.

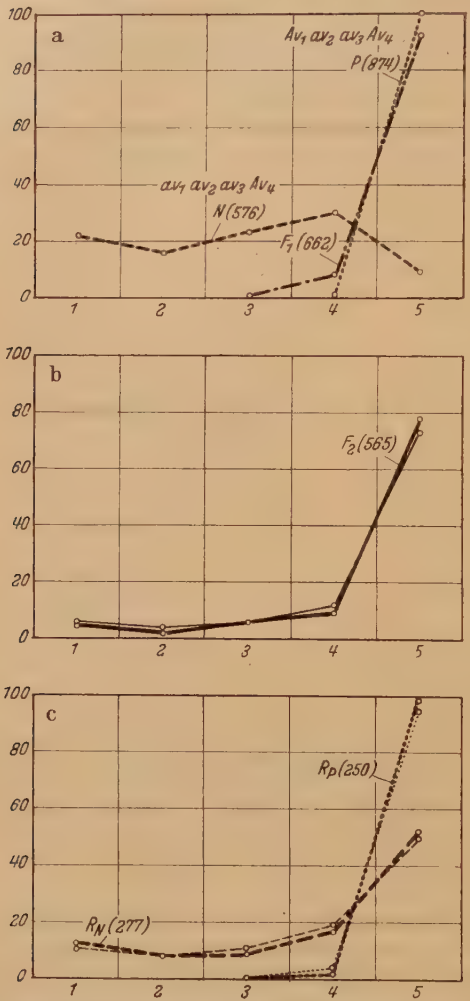


Abb. 10a—c. Kreuzung N×P, Verschmelzung der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

Die Annahme einer dihybriden Aufspaltung in der Kreuzung N×A läßt sich am Befund der *Kreuzung A×P* prüfen. Besteht sie zu Recht, dann ist hier Trihybridie, bei monohybrider Spaltung in der Kreuzung N × A dagegen Dihybridie zu erwarten. In Abb. 12 ist der Befund der F_2 und der Rückkreuzung mit A aus der Kreuzung A × P der Erwartung für Dihybridie gegenübergestellt. Unter Zuhilfenahme der durch die Kreuzungen P×N und N×A gewonnenen Ergebnisse läßt sich diese Erwartung ohne Schwierigkeiten berechnen, da außer den Variationskurven der Stämme P, A und N auch die ihrer F_1-Bastarde bekannt sind und von den übrigen in den spaltenden Zuchten zu erwartenden Genotypen angenommen werden muß, daß sie einen höheren Verschmelzungsgrad als die F_1-Bastarde der Kreuzung A × P besitzen müssen, so daß sie ohne merklichen Fehler sämtlich als in Klasse 5 gehörig angesehen werden können. Wie Abb. 12 zeigt, bestehen nun teilweise, insbesondere in den stärker besetzten Klassen, recht erhebliche Differenzen zwischen Befund und Erwartung, und zwar im Sinne einer Beteiligung von *mehr als 2 Faktorenpaaren* an der Spaltung.

Der Befund der Kreuzung A × P bestätigt also die Folgerung, daß an der Aufspaltung nach Kreuzung der Stämme N und A mindestens 2 Faktorenpaare beteiligt sind. Die *Erbunterschiede der Stämme N, A und P* lassen sich demnach durch folgende Erbformeln wiedergeben:

Stamm N: Stamm A: Stamm P:

$av_1av_1\ av_2av_2\ av_3av_3$ $av_1av_1\ Av_2Av_2\ Av_3Av_3$ $Av_1Av_1\ av_2av_2\ av_3av_3$

Von den drei den Verschmelzungsgrad erhöhenden Allelen Av_1, Av_2 und Av_3 übt in homozygotem Zustand Av_1 eine stärkere Wirkung aus als Av_2 und Av_3 zusammen. In heterozygotem Zustand verhält sich Av_1, wie F_1 der Kreuzung N × P (Abb. 10) zeigt, nahezu aber nicht vollständig dominant. Die Wirkungen der Faktorenpaare av_2/Av_2 und av_3/Av_3 sind einzeln nicht bekannt, da keines von ihnen in einer Kreuzung allein spaltet. Sind beide heterozygot vorhanden, so bewirken sie neben av_1av_1, wie F_1 der Kreuzung N × A (Abb. 11) zeigt, einen Verschmelzungsgrad, der höher als bei Stamm N und geringer als bei A ist. In F_1 der Kreuzung A × P (Abb. 9) kommt diese intermediäre Wirkung der Kombination $av_2Av_2\ av_3Av_3$ wegen des überwiegenden Einflusses von Av_1 nicht zur Geltung, das bereits in heterozygotem Zustand für fast alle Varianten einen der Klasse 5 entsprechenden Verschmelzungsgrad bedingt.

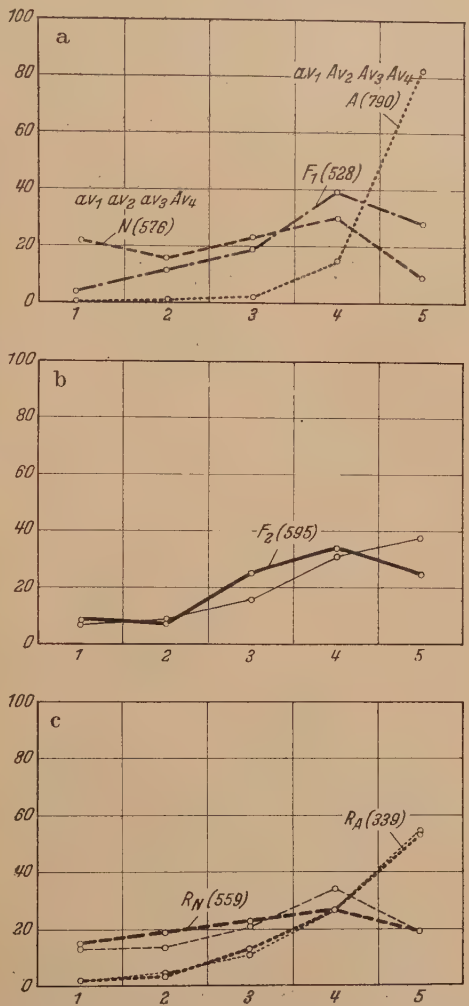


Abb. 11a—c. Kreuzung N × A, Verschmelzung der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

Es soll nunmehr die Frage untersucht werden, in welchem Verhältnis der *Stamm J* zu den Stämmen N, A und P steht. Relativ einfache Spaltungen sind für die Kreuzungen J × N und J × P bezeichnend.

Die F_1-Bastarde der *Kreuzung* $J \times N$ (Abb. 13) zeigen ähnlich wie der homozygote Stamm N wieder eine ausgesprochene alternative Variabilität. Der Mittelwert ($M \pm 3\,m$) entspricht mit einem Wert von $1{,}94 \pm 0{,}16$ gegenüber $1{,}04 \pm 0{,}02$ für Stamm J und $2{,}84 \pm 0{,}16$ für Stamm N intermediärem Verhalten. Sowohl in F_2 als auch in den Rückkreuzungen bleibt der Befund in den Endklassen 5 und 4 hinter der Erwartung für monohybride Spaltung zurück. Da aber diesen Fehlbeträgen teilweise erhebliche Überschüsse des Befundes gegenüber der Erwartung in Endklasse 1 gegenüberstehen, liegt die Vermutung nahe, daß hier eine durch Außeneinflüsse verursachte Verlagerung der Befundskurven entweder der F_1 oder der 2. Kreuzungsgeneration

stattgefunden hat. Die geringe Anzahl mittlerer Merkmalsgrade in F_2 spricht gegen die Annahme einer polyhybriden Spaltung. Der Befund der Kreuzung J × N kann also mit der Annahme einer *monohybriden Spaltung* befriedigend interpretiert werden.

In der *Kreuzung J × P* (Abb. 14) transgrediert die Kurve der F_1-Bastarde mit der der P-Rasse erheblich, mit der Kurve des J-Stammes nur in ganz geringem Ausmaß. In F_2 und der Rückkreuzung mit Stamm J ist die Extremklasse 1 im Vergleich zu der Erwartung für monohybride Spaltung deutlich zu schwach besetzt. Es entspricht der Tendenz des Aderverschmelzungsgrades zu alternativer Variabilität, daß die in Klasse 1 fehlenden Varianten nur zum Teil in Klasse 2, im übrigen aber in Klasse 3 erscheinen. Die gute Übereinstimmung der Befunde mit den Erwartungen in dem von Stamm P und F_1 besetzten Skalenbereich kann wegen der starken Transgression dieser beiden nicht als Stütze für die Annahme einer monohybriden Aufspaltung gewertet werden. Es ist daher anzunehmen, daß *mindestens dihybride Spaltung* vorliegt.

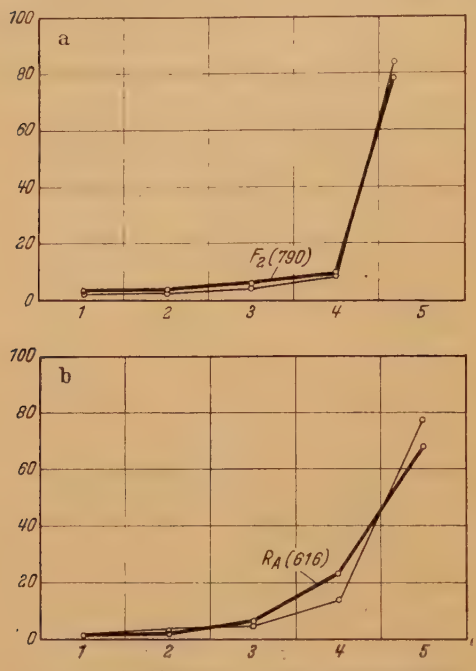


Abb. 12a u. b. Kreuzung A × P, Verschmelzung der Radiusäste in F_2 und Rückkreuzung mit A. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven (vgl. Abb. 9b), schwach ausgezogene: Erwartungen für Dihybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

Es fragt sich, ob einer der in den Kreuzungen J × N und J × P festgestellten Faktoren mit einem der Faktoren identifiziert werden kann, die in den Kreuzungen der Stämme N, A und P festgestellt wurden.

Ist der in der Kreuzung J × N spaltende Faktor des Stammes J ein neues Allel des in der Kreuzung N × P erfaßten Faktorenpaares av_1/Av_1, so muß zur Deutung der dihybriden Spaltung in der Kreuzung J × P noch ein weiteres Genpaar angenommen werden, das wegen des monohybriden Charakters der Spaltung in der Kreuzung J × N in Stamm N mit demselben Allel wie in Stamm J vertreten sein muß. Die als monohybrid festgestellte Spaltung nach Kreuzung der Stämme N und P müßte dann aber dihybrid sein. Ferner müßte, je nachdem welches Allel des neuen Genpaares in Stamm A vertreten ist, auch in einer der beiden Kreuzungen N × A und A × P ein Faktor mehr spalten als bisher zur Deutung der in diesen Kreuzungen auftretenden Spaltungen angenommen werden mußte. Diese Annahme ist daher zu verwerfen.

Handelt es sich bei dem in der Kreuzung J × N spaltenden Faktor des Stammes J um ein neues Allel eines der beiden in der Kreuzung N × A ermittelten Paare av_2/Av_2 und av_3/Av_3, so wird die dihybride Spaltung in der Kreuzung J × P zugleich ohne Annahme eines neuen Faktorenpaares erklärt, und das

Verhältnis zwischen den Stämmen N, A und P bleibt wie bisher angenommen. Dies letzte gilt auch, wenn ein neues Faktorenpaar angenommen wird, das in diesen 3 Stämmen mit demselben Allel vertreten ist und in der Kreuzung J × N

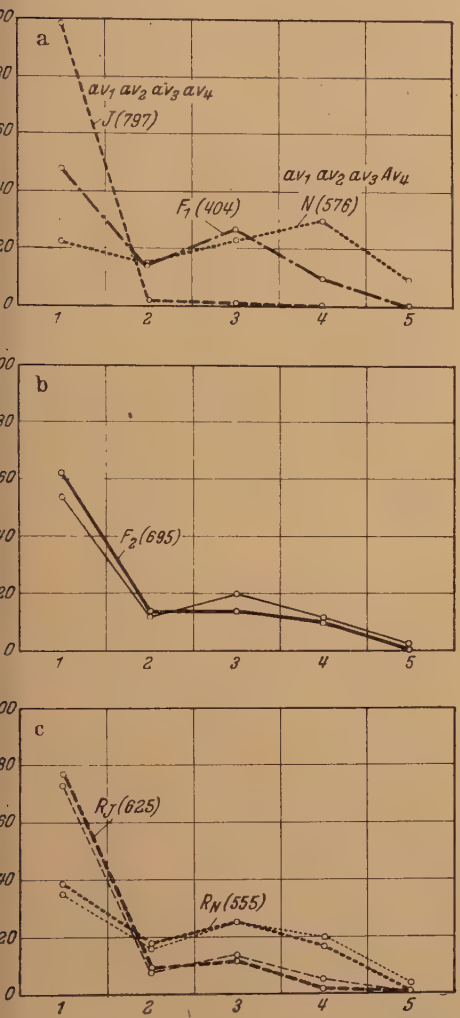


Abb. 13 a—c. Kreuzung J × N, Verschmelzung der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

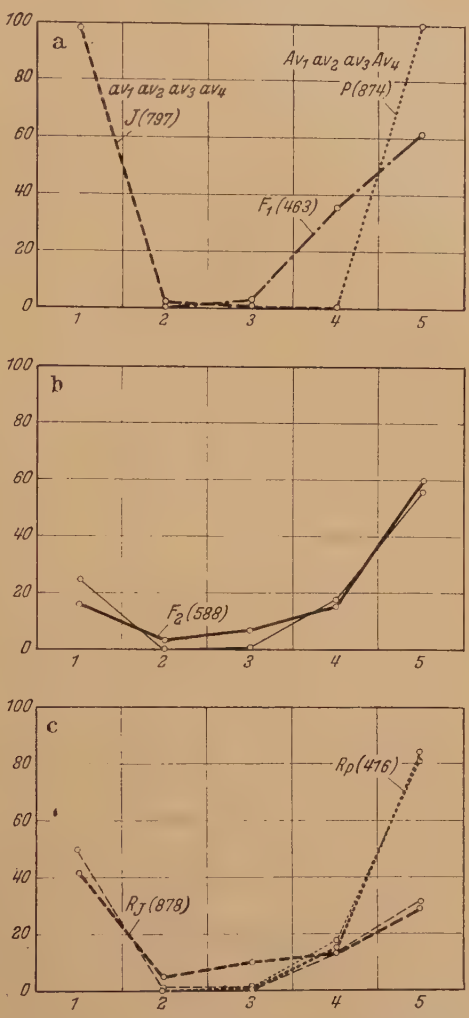


Abb. 14 a—c. Kreuzung J × P, Verschmelzung der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybrdie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

allein, in der Kreuzung J × P neben av_1/Av_1 spaltet. Im ersten dieser beiden zunächst gleich wahrscheinlichen Fälle muß die Kreuzung J × A dihybrid, im zweiten trihybrid spalten.

Das Ergebnis der *Kreuzung J × A* zeigt Abb. 15. Die F_1-Bastarde ähneln denen der Kreuzung J × N (Abb. 13). Die Mittelwerte der Kurven liegen dicht beieinander, und beide zeigen sehr deutlich die Tendenz des Aderverschmelzungs-

grades zu alternativer Variabilität. Da die Endklasse 1 außer bei Stamm J auch in F_1 stark besetzt ist, ist zur Prüfung der Mindestzahl der an den Spaltungen in der Kreuzung J × A beteiligten Faktoren die Besetzung dieser Klasse weniger geeignet als die der Endklasse 5. Die Besetzung dieser letzten bleibt nun zu Gunsten der Mittelklassen erheblich hinter der Erwartung für Monohybridie zurück und liegt sogar etwas unter der für Trihybridie. Andererseits ist der Unterschied zwischen den Mindesterwartungen für Tri- und Tetrahybridie zu gering, als daß die Annahme einer trihybriden Aufspaltung dadurch ausgeschlossen würde. Auch spricht das Verhalten der Rückkreuzung mit Stamm A dafür, daß die Annahme einer trihybriden Kreuzung ausreicht, da bei ihr der Befund in der Endklasse 5 zwischen den Mindesterwartungen für Di- und Trihybridie liegt. In der Endklasse 1 fällt er sogar mit der Mindesterwartung für Dihybridie zusammen; doch ist diese Endklasse wie erwähnt zur Analyse der Spaltung in der Kreuzung J × A weniger geeignet als Klasse 5. Dementsprechend kommt auch der Rückkreuzung mit StammJ, deren Befund sogar mit der Annahme einer monohybriden Spaltung vereinbar erscheint, für die Beurteilung der Anzahl der in der Kreuzung J × A spaltenden Faktoren keine ausschlaggebende Bedeutung zu. Im ganzen reicht also die Annahme nur zweier Faktorenpaare zur Deutung der vorliegenden Ergebnisse nicht aus, während diese andererseits mit der Annahme einer *trihybriden Spaltung* befriedigend interpretiert werden können.

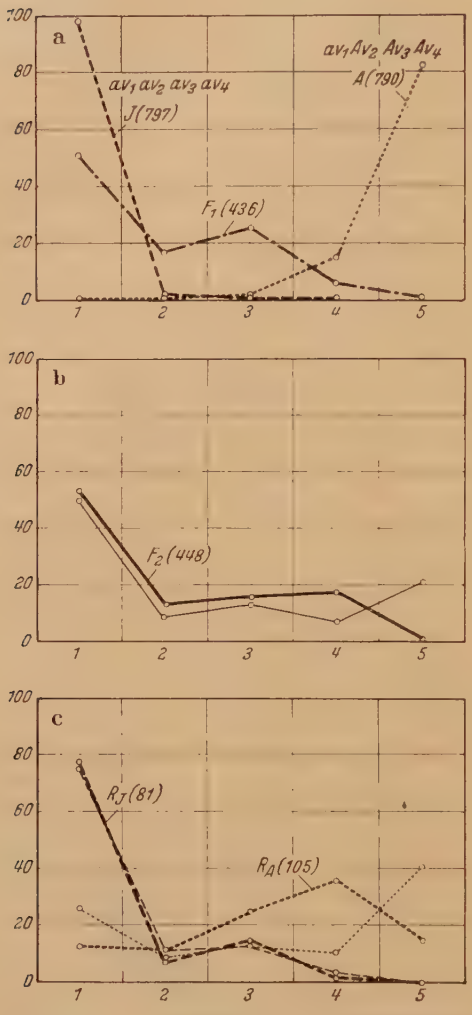


Abb. 15a—c. Kreuzung J × A, Verschmelzung der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

Hinsichtlich der oben gestellten Alternative ergibt sich damit, daß das in der Kreuzung J × N (Abb. 13) spaltende Gen in Stamm J zu keinem der bislang festgestellten Allel ist. Vielmehr ist ein *neues Genpaar* av_4/Av_4 *anzunehmen, das in Stamm J mit dem Allel* av_4, *in den drei übrigen Stämmen mit dem Allel* Av_4 *vertreten ist.* Der zweite in der Kreuzung J × P spaltende Faktor ist wahrscheinlich mit av_1/Av_1 identisch. Dem J-Stamm ist demnach die Genotypenformel av_1av_1 av_2av_2 av_3av_3 av_4av_4 zuzuschreiben.

Die im Vergleich zu Stamm N stärkere Trennung der Radiusäste im J-Stamm kommt also nur durch das Gen av_4 zustande. Wie die Kreuzung J × N (Abb. 13) zeigt, verhält sich das Genpaar av_4/Av_4 in Gegenwart der homozygoten Gene av_1, av_2 und av_3 intermediär. Die Gene Av_2 und Av_3, die, wie die Kreuzung N × A (Abb. 11) zeigt, in heterozygotem Zustand den Verschmelzungsgrad gegenüber dem bei Stamm N, also bei Homozygotie von Av_4 vorliegenden nur wenig erhöhen und nur in homozygotem Zustand den hohen Verschmelzungsgrad des Stammes A hervorrufen, ändern in heterozygotem Zustand auch den durch ein Av_4-Allel herbeigeführten Verschmelzungsgrad nicht merklich, da wie erwähnt die F_1 der Kreuzungen J × N (Abb. 13) und J × A (Abb. 15) weitgehend übereinstimmen. Daß der Mittelwert für die erste entgegen der Erwartung sogar etwas höher als für die zweite liegt, kann durch Schwankungen der Außenbedingungen verursacht sein. Schon bei der Analyse der Kreuzung J × N wurde auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die Kurve ihrer F_1 durch solche Schwankungen etwas nach höheren Skalenwerten verschoben ist. In Gegenwart eines Av_1-Allels, das neben homozygotem Av_4 in F_1 der Kreuzung N × P (Abb.10) den Verschmelzungsgrad der Radiusäste schon fast auf die höchste in dem untersuchten Material erreichte Stufe bringt, ist die Wirkung eines einzelnen av_4-Allels noch deutlich erkennbar, denn der Mittelwert für F_1 der Kreuzung J × P (Abb. 14) liegt noch deutlich tiefer als für F_1 der Kreuzung N × P (Abb. 10).

2. Der Abstand der Radiusäste.

Wie oben S. 457 gezeigt wird, besteht innerhalb jedes der beiden Stämme N und A eine gewisse Korrelation zwischen dem Abstand der Radiusäste und ihrem Verschmelzungsgrad, und zwar derart, daß ein hoher Verschmelzungsgrad mit geringem Abstand der Adern verknüpft ist und umgekehrt. Die beiden Merkmale stehen also entwicklungsphysiologisch in Beziehung zu einander, und es ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die durch die Analyse des Verschmelzungsgrades ermittelten Erbfaktoren sich primär in dem Abstand der Radiusäste auswirken. Für die beiden in der Kreuzung der Stämme N und A (Abb. 11) spaltenden Faktorenpaare av_2/Av_2 und av_3/Av_3 kann dies jedoch nicht gelten, da Stamm A von ihnen beiden dasjenige Allel führt, das den höheren Verschmelzungsgrad bewirkt, andererseits aber gleich weitgehend miteinander verschmolzene Adern bei ihm etwas weiter voneinander entfernt sind als bei Stamm N (s. S. 457 f. und Tabelle 7 b und 7 c). Dieser *genetisch bedingte Unterschied im Aderabstand der Stämme N und A* fällt aber auch gegenüber dem sehr viel größeren Unterschied zwischen diesen beiden und Stamm J kaum ins Gewicht (Abb. 6), und in der Kreuzung mit J verhalten sie sich sehr ähnlich. Er ist also *im Kreuzungsexperiment nicht zu erfassen.*

Für Stamm P, bei dem der Abstand der Radiusäste wegen ihres hohen Verschmelzungsgrades nicht genau zu bestimmen ist, wurde bereits oben S. 457 gezeigt, daß seine Erbkonstitution hinsichtlich des Aderabstandes der der Stämme N und A sehr ähnlich ist. Für das *Faktorenpaar* av_1/Av_1, das bei Stamm P mit dem Allel Av_1, bei N und A dagegen mit av_1 vertreten ist, ergibt sich daraus, daß es *keinen mit der hier benutzten Klasseneinteilung sicher erfaßbaren Einfluß auf den Abstand der Radiusäste ausübt,* und daß damit auch keine Anzeichen zur Stütze der Annahme, es beeinflusse ihren Verschmelzungsgrad auf dem Weg über ihren Abstand, vorhanden sind.

Die Einzelergebnisse der Kreuzungen zwischen Stamm J einerseits, den Stämmen N, A und P andererseits zeigen die Abb. 16—18. In der Kreuzung mit Stamm P (Abb. 18) fällt die Rückkreuzung mit diesem Stamm für die

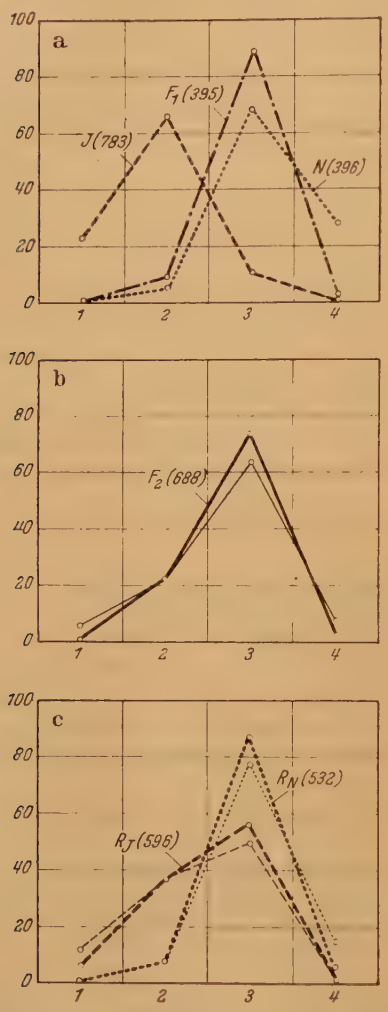


Abb. 16 a—c. Kreuzung J × N, Abstand der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

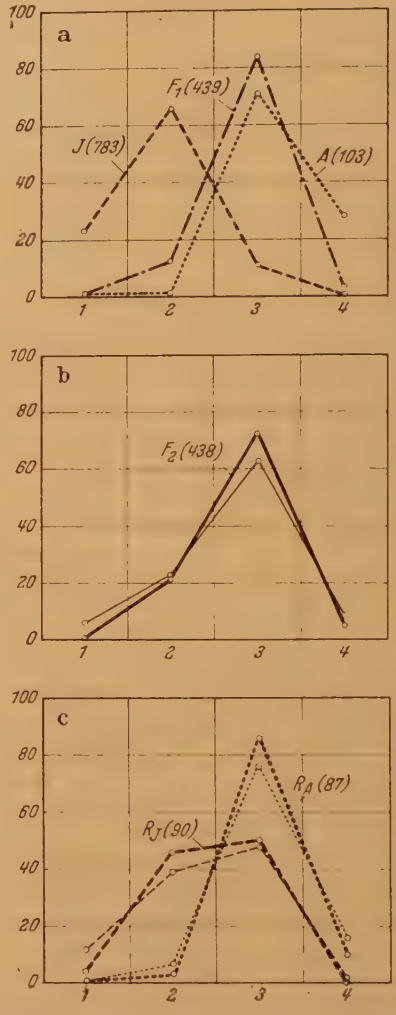


Abb. 17 a—c. Kreuzung J × A, Abstand der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartungen für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

Analyse aus, und eine Erwartung für den Fall einer monohybriden Spaltung läßt sich nur für die Rückkreuzung mit J angeben. In allen 3 Kreuzungen stimmen jeweils die verschiedenen F_2, die Rückkreuzungen mit Stamm J und, soweit sie analysiert sind, auch die mit dem anderen in die Kreuzung eingeführten Stamm weitgehend überein. *Die Stämme N, A und P sind also in ihrer Erbkonstitution, soweit sie den Abstand der Radiusäste bestimmt, nicht sicher voneinander zu unterscheiden.*

Es fragt sich nun, wieviele Faktoren an dem Unterschied im Aderabstand zwischen dem J-Stamm einerseits und den Stämmen N, A und P andererseits beteiligt sind. Infolge der grob gewählten Klasseneinteilung des Aderabstandes ist freilich eine in Einzelheiten gehende Kreuzungsanalyse nicht möglich. Deutlich ist es jedoch, daß die Befunde in der 2. Kreuzungsgeneration bei allen 3 Kreuzungen sich zu den Erwartungen für Monohybridie weitgehend gleich verhalten, indem sie meist in den Endklassen hinter ihnen zurückbleiben und sie in den Mittelklassen übertreffen. In allen 3 Kreuzungen sind also mehrere Faktoren an der Aufspaltung beteiligt. Da nun der Befund in den Endklassen meist zwischen die Erwartung für Monohybridie und die Mindesterwartung für Dihybridie fällt, liegt die Annahme nahe, daß dihybride Aufspaltungen vorliegen. Mindestens in der Kreuzung J × P, bei der der Befund in der Rückkreuzung mit Stamm J noch etwas hinter der Mindesterwartung für Dihybridie zurückbleibt, ist jedoch eine noch höhergradige Aufspaltung nicht unwahrscheinlich. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sich hier das Faktorenpaar av_1/Av_1 bemerkbar macht. Jedenfalls ist aber *der Unterschied hinsichtlich des Abstandes der Radiusäste zwischen dem J-Stamm einerseits und den Stämmen N, A und P andererseits auf mindestens 2 Faktorenpaare zurückzuführen.* Die Frage, ob einer dieser Faktoren mit dem Aderverschmelzungsfaktor av_4/Av_4 identisch ist, läßt sich nach dem bisher vorliegenden Untersuchungsmaterial nicht entscheiden.

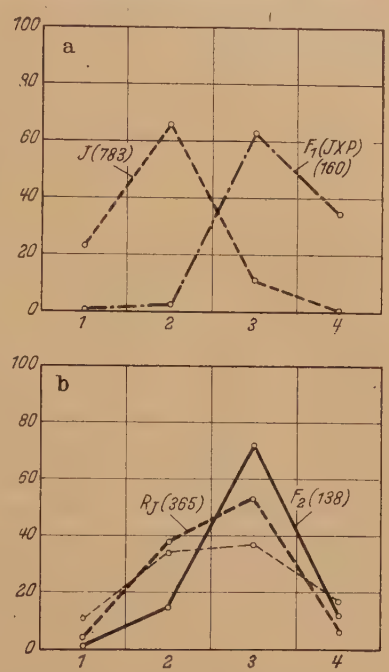


Abb. 18 a u. b. Kreuzung J × P, Abstand der Radiusäste. Stark ausgezogene Kurven: Befundskurven, schwach ausgezogene: Erwartung für Monohybridie. Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Tiere. Abszissen: Klassen; Ordinaten: Prozent Tiere.

VI. Zur Phänogenetik der festgestellten Erbunterschiede im Geäder.

Wie schon oben S. 451 erwähnt, ähneln die verschiedenen Geäderformen der hier untersuchten Stämme hinsichtlich der Verschmelzung der Radiusäste verschiedenen Durchgangsstadien der von Köhler (1932) beschriebenen Entwicklung des Geädertypus mit noch weitergehend als bei Stamm P verschmolzenen Radiusästen. Weiterhin ist aus den von Köhler gegebenen Abbildungen zu entnehmen, daß der Abstand zwischen den beiden Radiusästen im Vergleich zur Größe der Flügelanlage im Laufe der Entwicklung abnimmt. *Die Erbunterschiede zwischen den Stämmen J, N, A und P bewirken also, daß bestimmte Einzelzüge in der Entwicklung des Flügelgeäders verschieden weit geführt werden.*

Als erster Schritt zu einer phänogenetischen Untersuchung der beteiligten Genwirkungen wurde der Entwicklungszustand des Geäders in den verschiedenen Stämmen kurz nach der Verpuppung, und zwar bei 4—5 Stunden alten Puppen festgestellt.

Das Ausgangsmaterial für die Untersuchung bildeten die Gelege mehrerer Weibchen jedes Stammes. Von jeder Zucht wurde etwa die Hälfte auf dem Puppenstadium untersucht, die andere zum Schlüpfen gebracht und als Vergleichsmaterial benutzt. Da, wie schon erwähnt, der Ausfall an Puppenflügeln durch Schrumpfung bei der Behandlung mit Glyzerin-Gelatine erheblich war, wurden beide Flügel ausgewertet. Bei den Kontrollen wurde in gleicher Weise verfahren.

Über den Abstand der Radiusäste bei den jungen Puppen wurden vorerst nur qualitative Feststellungen getroffen. Eine quantitative Erfassung stieß auf Schwierigkeiten, weil die Begrenzung der Lakunen auf diesem Stadium teilweise noch zu undeutlich ist. Dagegen ließ sich der Verschmelzungsgrad auch quantitativ gut bestimmen. Hierbei wurde die gleiche Werteskala wie bei den Imaginalflügeln benutzt (vgl. Abb. 2). Das Ergebnis für beide Stadien dieser Untersuchungsreihe zeigt Abb. 19.

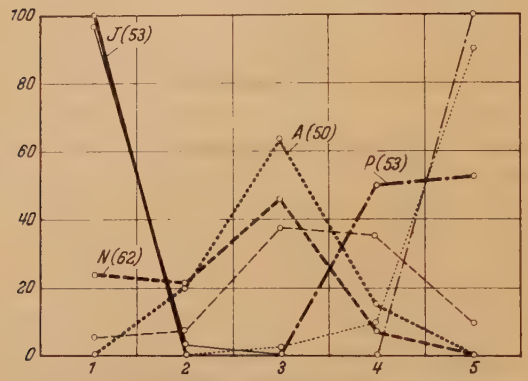


Abb. 19. Verschmelzungsgrad der Radiusäste im Puppenstadium (stark ausgezogene Kurven) und bei den als Kontrollen untersuchten Imagines (schwach ausgezogene Kurven). Eingeklammerte Zahlen: Anzahlen untersuchter Puppenflügel. Abszisse: Klassen; Ordinate: Prozent Tiere.

Den Ausgangspunkt der Untersuchung bildet die Entwicklung des Geäders bei *Stamm J*. *Der Abstand der Radiusäste* im Vergleich zur Gesamtgröße des Flügels wird hier ebenso wie bei allen anderen Stämmen *während der Puppenzeit verkleinert*. Worauf diese Veränderung beruht, wurde noch nicht untersucht. Möglicherweise liegt ihr eine ungleichmäßige Flächenvergrößerung des Flügels zugrunde. Eine Verschmelzung der Radiusäste wurde unter den 53 untersuchten Puppenflügeln in keinem Fall beobachtet. Sie ist aber bei diesem Stamm überhaupt zu selten, als daß sich hieraus eine Folgerung über den Zeitraum, in dem sie eintritt, ziehen ließe.

Bei den *Stämmen N, A und P* ist der Abstand der Radiusäste schon auf dem frühen Puppenstadium kleiner als bei Stamm J. Die in den Kreuzungsversuchen ermittelten *polymeren Faktoren für den Aderabstand üben ihre Wirkung also wenigstens teilweise auf früheren Entwicklungsstadien aus*, vielleicht schon bei der ersten Anlage des Adersystems.

Bei dem im Unterschied zu Stamm J ($av_3av_2av_3av_4$) *mit dem Allel* Av_4 *ausgestatteten Stamm N* ($av_1av_2av_3Av_4$) *sind die Verschmelzungen der Radiusäste auf dem frühen Puppenstadium bereits eingetreten*, und zwar mit ungefähr derselben Häufigkeit, die bei dem großen in den Kreuzungsanalysen verarbeiteten Material an der Imago festgestellt wurde. Die in weit geringerer Anzahl als Kontrolle für die phänogenetische Untersuchung geprüften Imaginalstadien zeigten freilich, wie die Besetzung der Klasse 1 in Abb. 19 ausweist, einen wesentlich niedrigeren Prozentsatz unverschmolzener Radiusäste. Mit der Möglichkeit, daß die die Einleitung der Verschmelzung fördernde Wirkung des Allels Av_4 noch auf dem Puppenstadium anhält, muß also jedenfalls gerechnet werden. Wenn es wirklich der Fall ist, wäre eine Wirkung von Av_4 auf die

Aderverschmelzung durch Vermittlung des Abstandes der Radiusäste wohl wenig wahrscheinlich. Angesichts seiner Unsicherheit ist diesem Befund aber kein großes Gewicht beizumessen.

Vergleicht man weiterhin die Verteilung der Varianten mit verschmolzenen Radiusästen auf die Klassen 2—5, also die *Länge der Verschmelzungsstrecke*, bei Puppen- und Imaginalflügeln des Stammes *N*, so zeigt sich eine deutliche *Zunahme während der Puppenzeit*. Eine unterschiedliche unmittelbare Wirkung von av_4 und Av_4 auf die Aderentwicklung während der Puppenzeit darf hieraus nicht gefolgert werden. Es kann sich sehr wohl um die Wirkung eines in der Puppenzeit unabhängig von dem Genpaar av_4/Av_4 tätigen Mechanismus handeln, der in Gegenwart von av_4 nur nicht zur Geltung kommt,weil dann nur in Ausnahmefällen überhaupt eine Verschmelzung eintritt. Es ist also sehr wohl möglich, daß das Faktorenpaar av_4/Av_4 unmittelbar nur den Abstand beeinflußt, mit dem die Radiusäste angelegt werden.

Bei Stamm A ($av_1Av_2Av_3Av_4$) sind die Radiusäste schon bei der jungen Puppe im Unterschied zu Stamm N bei allen Individuen miteinander verschmolzen, dagegen ist die Länge der erreichten Verschmelzungsstrecke um diese Zeit noch nicht wesentlich größer als bei Stamm N. Sie nimmt aber in wesentlich stärkerem Ausmaß als bei Stamm N zu. *Die Wirkung der Allele Av_2 und Av_3 betrifft also bis zum Stadium der jungen Puppe vorwiegend nur die Herstellung einer Verbindung zwischen den Radiusästen, später den Prozeß der Ausdehnung der Verschmelzungszone.* Im Unterschied zu der Wirkungsweise des Faktorenpaares av_4/Av_4 kann diese Wirkung *nicht durch den Abstand der Radiusäste vermittelt* werden, da wie oben S. 457f. gezeigt, Tiere mit gleichem Verschmelzungsgrad in Stamm A einen etwas größeren Aderabstand aufweisen als in Stamm N. Die Genpaare av_2/Av_2 und av_3/Av_3 beeinflussen also offenbar unmittelbar den Verschmelzungsprozeß als solchen.

Auch bei *Stamm P* ($Av_1av_2av_3Av_4$) sind die Radiusäste bereits auf dem Puppenstadium bei allen Individuen miteinander verschmolzen. *Die frühzeitige Wirkung des Allels Av_1*, die sich hier ausspricht, betrifft nun im Unterschied zu den Faktoren Av_2 und Av_3 *außer dem Eintritt der Verschmelzung auch die Länge der Verschmelzungsstrecke*, da die Verschmelzung schon jetzt erheblich ausgedehnter ist als bei den Stämmen N und A. Auch bei Stamm P schreitet die Verschmelzung während der Puppenzeit noch fort, aber der Zuwachs ist nicht größer als bei Stamm N. Mindestens in Gegenwart von Av_4 wirkt sich also der Unterschied zwischen av_1 und Av_1 bereits vor Erreichung des frühen Puppenstadiums mehr oder weniger vollständig aus. Dieser Befund ist mit der Annahme einer Wirkung von Av_1 auf den Verschmelzungsgrad durch Vermittlung des Abstandes, in dem die Radiusäste angelegt werden, gut vereinbar. Er schließt aber andererseits auch die Möglichkeit einer den Verschmelzungsprozeß unmittelbar betreffenden und auch auf dem Puppenstadium noch anhaltenden Wirksamkeit nicht aus. Es ist denkbar, daß in Gegenwart von av_4 der Unterschied zwischen av_1 und Av_1-Tieren noch zunimmt, und daß dies bei den Trägern des Allels Av_4 nur deshalb nicht geschieht, weil die Verschmelzung bereits in Klasse 5 den höchstmöglichen Grad erreicht hat.

Im ganzen ergibt sich als *Resultat der phänogenetischen Untersuchung*, daß sowohl die auf den Abstand der Radiusäste wie die auf ihre Verschmelzung

einwirkenden Faktoren schon vor dem untersuchten frühen Puppenstadium wirksam sind. Av_2 und Av_3 wirken auch während der Puppenzeit, und zwar unmittelbar auf den Fortgang der Aderverschmelzung. Eine indirekte Beeinflussung der Verschmelzung der Radiusäste durch Vermittlung des Abstandes, in dem sie angelegt werden, kommt bei diesen Faktoren nicht in Frage, wohl aber bei Av_1 und besonders bei dem Faktor Av_4, der in den 3 Stämmen mit mehr als bei Stamm J einander genäherten Radiusästen vertreten ist.

VII. Die Variabilität der Tracheensysteme bei den untersuchten Stämmen.

Untersuchungen von Behrends (1936) haben ergeben, daß bei der Mehlmotte im Laufe der Entwicklung 2 Tracheensysteme ausgebildet werden: das primäre Tracheensystem, das nur während des Puppenlebens in Funktion ist, und das sekundäre, das der Luftversorgung der Imago dient. Beide zeigten in den näher untersuchten Stämmen eine zum Teil beträchtliche Variabilität. Um Mißverständnisse zu vermeiden, werden im weiteren nach Behrends (1936) die Bezeichnungen der primären Tracheen mit runden und die der sekundären mit eckigen Klammern versehen. Die Bezeichnung des primären Tracheensystems folgt dem Prinzip, daß Stämme und Äste nach den Lakunen bezeichnet werden, in denen sie normalerweise verlaufen. Beim sekundären Tracheensystem wurde dieses Prinzip nur auf die Stämme angewandt; die Seitenäste werden fortlaufend numeriert. Dies letzte gilt auch für überzählige Seitenäste des primären Tracheensystems.

1. Das primäre Tracheensystem.

Der typische Aufbau des primären Tracheensystems bei den verschiedenen Stämmen und Geäderformen entspricht übereinstimmend dem von Köhler (1932) beschriebenen (Abb. 20). Stets ist es durch die in der Vorpuppe eintretende Zerreißung des lateralen Tracheenbogens in 2 Teile gespalten, in das Subcosta-Radialsystem und das Medio-Cubito-Axillarsystem. Dem Subcosta-Radialsystem gehören,wie der Name schon besagt, die Subcosta, die meist nur schwach ausgebildet ist und etwa bis zur Flügelmitte reicht, und der Radius an. Dieser letzte gabelt sich kurz hinter der Ursprungsstelle in zwei bis zur Flügelspitze durchführende Äste, die — je nachdem ob getrennter Lakunenverlauf oder Verschmelzung der Radiusäste besteht — entweder in den isolierten r_1- und r_2-Ästen oder parallel zueinander in der vereinten $r_1 + r_2$-Lakune verlaufen. Das Medio-Cubito-Axillarsystem umfaßt 4 Tracheen: die Media, den Cubitus, die Analis und die der Axillaradern. Von diesen ist nur die Analis-Trachee ungegabelt. Die drei übrigen beginnen mit einem Stammstück, das sich später einmal gabelt. Bei der Trachee der Axillaradern liegt es ganz außerhalb der Flügellamina, so daß ihre Äste (α) und (β) völlig getrennt in diese eintreten.

Von dem typischen Bild des primären Tracheensystems wurde eine Reihe von *Abweichungen* beobachtet. Da die starke Gewebsbildung an der Flügelwurzel die genaue Durchführung der Untersuchung hinderte, waren die Tracheenverhältnisse am Tracheenbogen in einer Reihe von Fällen nicht genau festzustellen.

Kühn und v. Engelhardt (1933) haben eine Abnormität des primären Tracheensystems beschrieben, die den Tracheenursprung betrifft. Eine große Anzahl weiterer Anomalien stellte Köhler (1940) fest, die außer für den Tracheenbogen auch für das Tracheensystem der Flügellamina gelten. Alle diese Abweichungen wurden jedoch nur am Vorderflügel der Mehlmotte beobachtet, während die im folgenden beschriebenen am Hinterflügel vorliegen.

Bei den hier festgestellten Anomalien handelt es sich um den *Ausfall bzw. die rudimentäre Ausbildung einzelner Tracheen und eine Ersatzbildung aus einer mehr oder weniger weit vom Tracheenbogen entfernten Sprossungszone.* In Tabelle 8 ist die Häufigkeit der verschiedenen Abweichungen bei den untersuchten Stämmen wiedergegeben. Wie bei der Untersuchung des Lakunensystems wurden auch hier stets der rechte und linke Flügel ausgewertet.

In der Mehrzahl der Fälle wurden Abweichungen in der Ausbildung der (m)-Trachee festgestellt. Am häufigsten war der Fall vertreten, daß ein Mediaast, und zwar stets nur (m_1) (Abb. 21 a) fehlte. Ähnlich fand Köhler (1940) am Vorderflügel, daß der Ausfall eines einzelnen Mediaastes in der Regel den vorderen betrifft. Als Ersatz der ausgefallenen (m_1) wurde ein Seitenast der (r_2) gebildet. Neben dem Fehlen der (m_1)- wurde in einigen Fällen auch der Ausfall der ganzen Mediatrachee beobachtet (Abb. 21 b). Die Ersatzbildung ging auch dann vom Radius aus. Da die Verhältnisse am Tracheenursprung nicht immer klar waren, kann in einzelnen weiteren und vorläufig hierher gezählten Fällen (r_2) ausgefallen und von (m) aus ersetzt sein. Mit Sicherheit ist ein solcher Fall aber nicht beobachtet worden. Relativ selten wurden Unregelmäßigkeiten des primären Tracheensystems im übrigen Bereich des Flügels festgestellt. Zweimal war (s) durch einen Seitenast des Radius (Abb. 21 c) und in einem Fall (cu_1) durch einen Ast der Mediatrachee ersetzt worden (Abb. 21 d). Schließlich ist auch der Fall zu erwähnen, in dem eine Abnormität des Lakunensystems mit einer solchen des primären Tracheensystems einhergeht (Abb. 21 e).

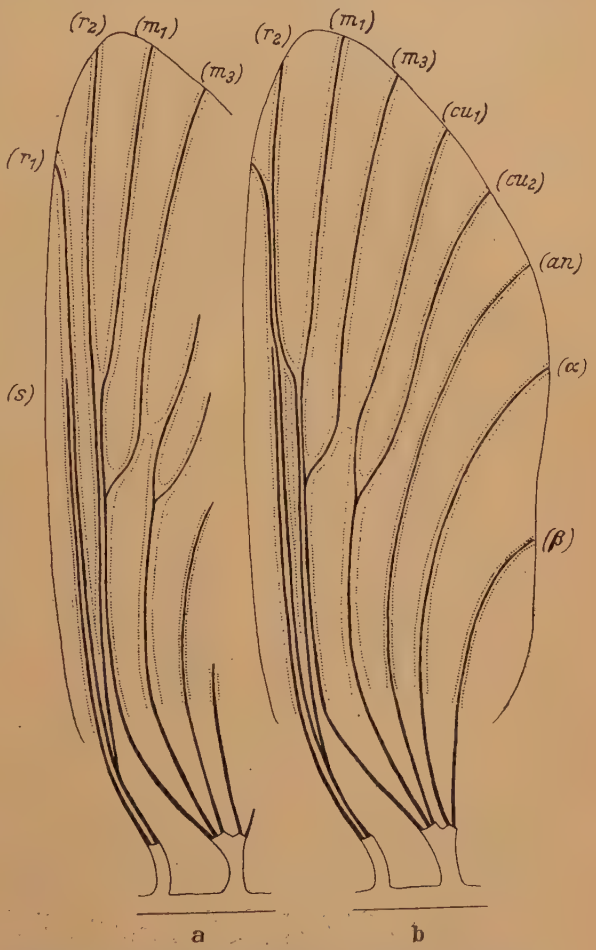


Abb. 20 a u. b. Puppenflügel mit normalem primärem Tracheensystem, a bei getrennt verlaufenden, b bei teilweise verschmolzenen Radiusästen. Die während der Puppenzeit obliterierende Randzone wurde nicht mitgezeichnet.

Dreimal waren beide Flügel abgeändert, und zwar in einem Fall gleichartig auf beiden Seiten. Weiterhin wurden einmal 2 Abnormitäten an einem Flügel festgestellt. Die eine von ihnen bestand in einem Ausfall der (s) mit Ersatzbildung aus (r_1), im anderen Fall war (m_1) ausgefallen und von (r_2) aus ersetzt.

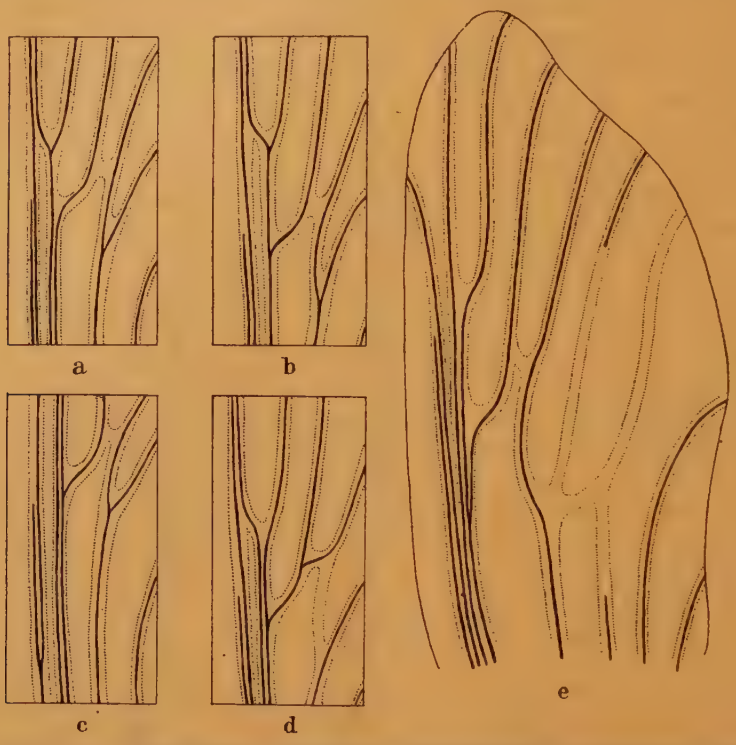


Abb. 21a–e. Abweichungen im primären Tracheensystem. Erklärung im Text.

KÖHLER (1940) konnte eine Erblichkeit der von ihm am Vorderflügel beobachteten Ausfallserscheinungen nachweisen. Um zu prüfen, ob auch in der Variabilität des Hinterflügelgeäders erbliche Unterschiede bestehen, wurde die

Tabelle 8. *Variabilität der beiden Tracheensysteme.*
In Klammern Anzahl der Fälle, in denen eine Trachee nicht ganz ausgefallen, sondern noch rudimentär vorhanden ist.

		Primäres System							Sekundäres System		
Tracheen ausgefallen		(s)	(m_1)	(m)	(cu_1)	Summe	n	Prozent-abgeänderte Flügel ± m	Anzahl abgeänderter Flügel	n	Prozent-abgeänderte Flügel ± m
ersetzt von		(r_1)	(r_2)	(r_3)	(m_3)						
Stamm	J		5(+1)	2	1	9[1] (+1)	62	16,1 ± 4,7	129	389	33,2 ± 2,4
	N	1	9(+1)	3		13 (+1)	72	19,5 ± 4,7	99	424	23,3 ± 2,1
	A	1	4			5	74	6,8 ± 2,9	153	423	36,2 ± 2,3
	P		3(+1)			3 (+1)	57	7,0 ± 3,4	30	438	6,9 ± 1,2
Summe:		2	21(+3)	5	1	30[1] (+3)	265	12,4 ± 2,2	411	1674	24,6 ± 1,1

[1] Hierbei ein Fall, der nicht als Ersatz einer Trachee durch eine andere rubrizierbar ist.

Häufigkeit der abgeänderten Flügel in den einzelnen Stämmen festgestellt (Tabelle 8). Es zeigt sich, daß Anomalien des primären Tracheensystems in allen Stämmen vorkommen. Sie sind am häufigsten im N-Stamm, am seltensten im A-Stamm, doch ist keiner der beobachteten Häufigkeitsunterschiede statistisch gesichert. Bei den Stämmen J und N liegt der festgestellte Prozentsatz abgeänderter Tiere über dem Gesamtdurchschnitt, bei A und P unter ihm. *Wenn eine bestimmte Tendenz zur Änderung der Variabilität mit zunehmendem mittleren Verschmelzungsgrad besteht, liegt sie also im Sinne einer Herabsetzung*

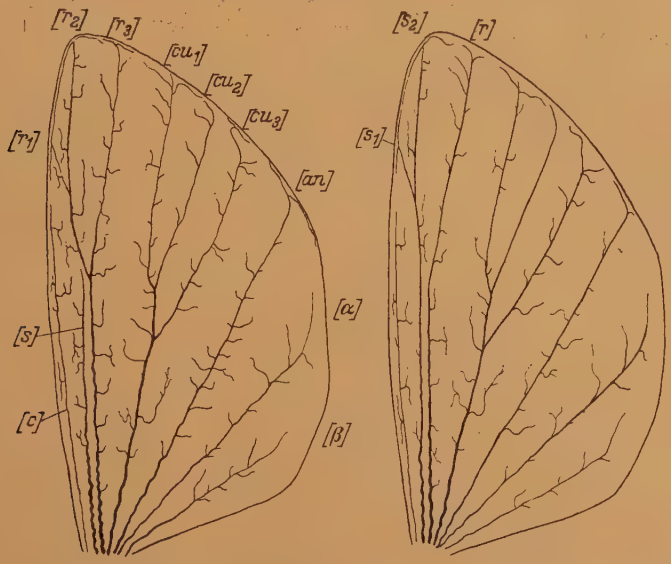


Abb. 22 a u. b. Imaginalflügel mit sekundärem Tracheensystem; a die von Behrends festgestellte Form, b Haupttypus in den hier untersuchten Stämmen.

2. Das sekundäre Tracheensystem.

Schon während der Puppenzeit beginnt die Reduktion des primären Tracheensystems. Gleichzeitig bilden sich an der Tracheenbasis an bestimmten Stellen neue Sprossungszonen, aus denen allmählich die sekundären Tracheen in die bereits vorhandenen Lakunen hineinwachsen (Behrends 1936). Im Unterschied zu dem primären Tracheensystem bildet das sekundäre reiche Seitenverzweigungen aus.

In Abb. 22a ist das sekundäre Tracheensystem in der von Behrends (1936) festgestellten Form wiedergegeben. Behrends unterscheidet zunächst eine kleine nahe am Vorderrand gelegene Costa [*c*]. In der durch Verschmelzung entstandenen Ader $sc + r + m$ verlaufen weiterhin die Subcosta und der Radius, von denen die Subcosta nur etwa bis zur Flügelmitte reicht, während der Radius sich zweimal gabelt, so daß [r_1], [r_2] und [r_3] entstehen. Von diesen versorgen die beiden ersten die Gabeläste der r-Lakunen r_1 und r_2. Eine Mediatrachee ist nach Behrends nicht vorhanden. Die m_1-Ader wird durch [r_3] versorgt, hingegen ist die m_3-Ader dem Cubitus angeschlossen, dessen Trachee ebenso wie der Radius 3 Endäste, nämlich [cu_1], [cu_2] und [cu_3] liefert.

Demgegenüber ist die Analistrachee ungegabelt. Es folgen schließlich die der beiden Axillaradern α und β.

Diese von BEHRENDS beschriebene Form des Tracheensystems wurde unter den vorliegenden Varianten ebenfalls vorgefunden. Der weitaus größere Teil der Fälle weicht aber in einem mehr oder weniger starken Maße von ihr ab. Einerseits wurden Flügel beobachtet, bei denen [s] mehr oder weniger vollständig fehlt, andererseits kann diese Trachee stärker ausgebildet sein und schließlich [r] vollständig verdrängen. *Die verschiedenen Variationstypen lassen sich sämtlich zwanglos in eine einsinnige Variationsreihe bringen*, die von HENKE und BERHORN (1946) näher beschrieben und auf ihre Beziehungen zur Variabilität des Geäders untersucht wurde. Am häufigsten findet sich bei allen untersuchten Stämmen der in Abb. 22b dargestellte Haupttypus, bei dem gegenüber dem von BEHRENDS geschilderten [r_1] und [r_2] durch [s_1] und [s_2] ersetzt sind und [r] ungeteilt bis zum Flügelrand verläuft. Sämtliche Typen kommen sowohl bei getrenntem Verlauf der Radiusäste als auch bei mehr oder weniger weitgehender Verschmelzung vor, doch ist ihre Häufigkeit bei den verschiedenen Geäderformen in charakteristischer Weise verschieden.

In Tabelle 8 ist der Prozentsatz der von dem Haupttypus abweichenden sekundären Tracheensysteme mit aufgeführt. Im ganzen ist die *Variabilität des sekundären Systems gesichert höher als die des primären*. Schaltet man Stamm A, bei dem von HENKE und BERHORN geschilderte besondere Verhältnisse vorliegen, zunächst aus, so zeigt sich *eine gewisse Beziehung zum primären System insofern, als auch beim sekundären die Variabilität mit zunehmendem mittleren Verschmelzungsgrad der Radiusäste abnimmt*. Die Unterschiede zwischen den Stämmen J und N einerseits, P andererseits sind statistisch gesichert. Andererseits deutet die extrem hohe Variabilität bei Stamm A auf eine gewisse *Selbständigkeit des sekundären Systems* gegenüber dem primären, denn bei diesem letzten sind Abweichungen in Stamm A am seltensten.

Bezüglich der Häufigkeit der einzelnen Typen des sekundären Systems in den verschiedenen Stämmen und ihre Beziehungen zum Geäder sei auf HENKE und BERHORN verwiesen. Hier soll nur ein Punkt hervorgehoben werden, in dem die beiden Tracheensysteme sich verschieden verhalten. Wenn die beiden Äste der Radiusader miteinander verschmolzen sind, so ist das primäre Tracheensystem in der Verschmelzungsstrecke stets mit 2 Ästen vertreten, die schon frühzeitig in die beiden ursprünglich stets getrennt angelegten Aderäste eingewachsen sind (Abb. 20). Entwickelt sich dann später das sekundäre Tracheensystem, so wird das für eine Verschmelzung in Betracht kommende Adergebiet in der Mehrzahl der Fälle nicht wieder doppelt besetzt, sondern es wird allein von der [s]-, seltener auch allein von der [r]-Trachee in Anspruch genommen (Abb. 22). Eine Doppelbesetzung wird umso seltener hergestellt, je länger die Verschmelzungsstrecke ist. *Dies unterschiedliche Verhalten der beiden Tracheensysteme beweist, daß die sekundären Tracheen bei ihrer Entwicklung nicht lediglich durch die schon vorhandenen primären Tracheen gelenkt werden. Es hängt offenbar mit den topographischen Veränderungen des Geäders zusammen*, die in dem Zeitraum zwischen den Entwicklungszeiten der beiden Tracheensysteme eingetreten sind. Andererseits zeigt das Vorkommen verschiedener Variationen des

sekundären Systems bei ein und demselben Adertyp, daß die sekundären Tracheen in ihrer Entwicklung auch nicht allein von den einzelnen sie jeweils umschließenden Lakunen bestimmt werden. HENKE und BERHORN bildeten auf Grund der von ihnen beschriebenen Variationen die Arbeitshypothese, *„daß das Auftreten einer Trachee die Ausbildung weiterer Tracheen in ihrer Umgebung in einem mit der Entfernung abnehmenden Grade hemmt"*. Für das *primäre Tracheensystem* ist schon KÖHLER (1940) zu einer ähnlichen Folgerung gekommen.

Zusammenfassung.

1. Am Hinterflügel der Mehlmotte werden die beiden Äste der Radiusader getrennt angelegt. In der Entwicklung des Flügels verringert sich ihr Abstand im Vergleich zur Größe des Flügels, und im distalen Teil verschmelzen sie streckenweise miteinander.

2. Die Variationsreihe zunehmender Verschmelzung der Radiusäste wird eingeleitet durch eine an bestimmter Stelle auftretende Hakenbildung des vorderen Astes. Hieraus wird auf die Beteiligung eines rein örtlich wirkenden Entwicklungsfaktors bei der Herstellung der Verschmelzung geschlossen. Tritt die Verschmelzung ein, so variiert ihr Ausmaß alternativ, indem bevorzugt sogleich Verschmelzung auf einer längeren Strecke eintritt. Durch Zucht bei erhöhter Temperatur wird fast allein die Länge der Verschmelzungsstrecke verringert, die Häufigkeit der Fälle, in denen die Verschmelzung eingeleitet wird, aber kaum verändert. Hieraus wird geschlossen, daß ein eigener Entwicklungsfaktor unabhängig von der Einleitung der Verschmelzung die Tendenz zur Herstellung der Verschmelzung auf einer längeren Strecke bewirkt.

3. Unter dem Einfluß äußerer Faktoren variieren einerseits der Abstand der Radiusäste, andererseits das Eintreten und der Grad ihrer Verschmelzung korrelativ. Hieraus wird geschlossen, daß die Verschmelzung auch von dem Lageverhältnis der Radiusäste abhängt.

4. Der relative Abstand der Radiusäste des fertigen Flügels und ihr Verschmelzungsgrad hängen jeweils von mehreren Genpaaren ab.

5. Vergleichende Untersuchungen an den Flügelanlagen 4—5 Stunden alter Puppen ergaben, daß sowohl die auf den Abstand der Radiusäste wie die auf ihre Verschmelzung einwirkenden Gene schon auf früheren Entwicklungsstadien wirksam sind. Bei zwei von den vier durch genetische Analyse der Aderverschmelzung ermittelten Genen kommt eine indirekte, durch den Abstand der Adern vermittelte Wirkung auf ihre Verschmelzung in Frage. Die beiden anderen wirken unmittelbar auf den Verschmelzungsprozeß als solchen, und zwar auch noch während der Puppenzeit.

6. Primäres und sekundäres Tracheensystem zeigen im vorderen Flügelteil bei sämtlichen untersuchten Stämmen eine gewisse Variabilität, deren Ausmaß beim sekundären und anscheinend auch beim primären System in den einzelnen Stämmen verschieden ist. Im allgemeinen nimmt die Variabilität mit abnehmendem mittleren Verschmelzungsgrad der Radiusaderäste zu. Bestimmte Unterschiede im Verhalten der beiden Systeme lassen auf eine gewisse Unabhängigkeit des sekundären Systems von dem primären schließen. Sie können auf die topographischen Veränderungen des Geäders in dem Zeitraum zwischen den Entwicklungszeiten der beiden Systeme zurückgeführt werden.

Literatur.

Behrends, J.: Über die Entwicklung des Lakunen-, Ader- und Tracheensystems während der Puppenruhe im Flügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30**, 574 (1936). — Finck, E. v.: Genetische Untersuchungen über die Schuppengröße und Schuppenform bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Vererbungslehre **74**, 161 (1938). — Henke, K.: Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie und Genetik der Flügelform bei der Mehlmotte. Biol. Zbl. **57**, 449 (1937). — Henke, K. u. Ch. Berhorn: Über variable Erbmerkmale der Flügeltracheen bei *Ephestia* und ihre Beziehungen zum Geäder. Z. Naturforsch. **1**, 523 (1946). — Hügel, E.: Über das genetische Verhalten der weißen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Roux' Arch. **130**, 202 (1933). — Just, G.: Praktische Übungen zur Vererbungslehre. 2. Aufl., Teil 1. 1935. — Köhler, W.: Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24**, 582 (1932). — Erbliche Ausfallserscheinungen und Regulationen am pupalen Flügeltracheensystem von *Ephestia hühniella* Zeller. Biol. Zbl. **60**, 348 (1940). — Kühn, A. u. M. v. Engelhardt: Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kühniella* Zeller. Roux' Arch. **130**, 660 (1933). — Kühn, A. u. K. Henke: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F. **15**, H. 1 (1929); **1936**, H. 3. — Seeliger, R.: Genetische Untersuchungen an dem Flügelmuster des Bohnenkäfers *Zabrotes subfasciatus*. Z. Vererbungslehre **81**, 196 (1943).

ZUR FRAGE DER INTERFERENZ.

Von

BRUNO RECK, Greifswald.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Juni 1946.)

Zur Messung der Stärke der Interferenz, d. h. des Grades der gegenseitigen Behinderung der Austauschvorgänge in zwei oder mehreren Regionen innerhalb eines Chromosomenschenkels oder Chromosoms, kann man sich verschiedener Methoden bedienen. Die einfachste ist die Berechnung der totalen Koinzidenz, also des Quotienten: *Praktisch vorliegender* Wert des gesamten „gleichzeitigen" Austauschs in zwei (oder mehreren) bestimmten Chromosomenregionen dividiert durch den bei *Unabhängigkeit* aller Austauschvorgänge in diesen beiden (oder mehreren) Regionen *theoretisch zu erwartenden Wert* des „gleichzeitigen" Austauschs in den betreffenden Regionen. Jedoch gestattet dieser Koinzidenzwert keinen Vergleich der Interferenzverhältnisse zwischen verschiedenen Regionen verschiedener Chromosomen, da bei der Koinzidenzberechnung die Länge des (der) zwischen den beiden (oder mehreren) Vergleichsregionen liegenden Chromosomenabschnittes unberücksichtigt bleibt. Die Koinzidenzwerte sehr kurzer Vergleichsregionen sind bekanntlich bei Fehlen oder sehr geringer Länge einer Zwischenregion meist gleich (oder nicht wesentlich größer als) 0 — die Interferenz also absolut (oder fast absolut) —; mit wachsender Distanz der Regionen steigen sie bis zu dem bei Unabhängigkeit zu erwartenden Wert 1 und pflegen auch diesen Wert 1 in noch größerer Entfernung beizubehalten — von Ausnahmefällen, die einer besonderen Erklärung bedürfen, abgesehen —, woraus man wohl folgern darf, daß sich die Austauschvorgänge in größerer Entfernung auch unabhängig voneinander vollziehen. Daß solche Verhältnisse im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* zu bestehen scheinen, zeigt eine Untersuchung, die D. CHARLES (1938) am X-Chromosom unter Verwertung eines Doppelversuchs von BRIDGES mit den Faktoren

$$^{sc}1\underset{ec}{_}\,2\,{}^{cv}3\underset{ct}{__}\,4\,{}^{v}5\underset{s}{__}\,6\,{}^{f}7\underset{car}{__}\,8\,{}^{bb}$$

(BRIDGES, Experiment 790 D und 790 E, dieses mit dem Faktor *bb* im anderen Chromosom) durchgeführt hat, bei der er die Bruchhäufigkeiten der einzelnen (durch Zahlen gekennzeichneten Regionen) mit von WEINSTEIN (1936) gegebenen Formeln in Chiasmahäufigkeiten umrechnet: "The spatial distribution of crossovers in X-chromosome Tetrads of *Drosophila melanogaster*". Bei der graphischen Darstellung benutzt er als Abszisse eine Kombination der Speicheldrüsen-X-Chromosomendarstellungen von BRIDGES (1935) und PAINTER (1935) "as shown in MACKENSEN (1935)":

Chromosomenregion	1	2	3	4	5	6	7	8		Spindelfaser
Faktoren	*sc*	*ec*	*cv*	*ct*	*v*	*s*	*f*	*car*	*bb*	
Locus	2,2	15,4	24,3	31,3	47,4	64,1	80,5	92	97	100

in der also als X-Achse die reale zytologische Länge des gesamten Speicheldrüsen-X-Chromosoms gleich 100 gesetzt wird. Die durchschnittliche Häufigkeit der Tetraden (bezogen auf die Gesamtzahl aller Tetraden), die nur ein einzelnes Chiasma besitzen, beträgt für den Fall, daß dieses Chiasma in der

Region	1	2	3	4	5	6	7	8	liegt
	2,57	6,48	5,95	11,63	7,41	10,60	2,60	1,25%	
	0,195	0,727	0,850	0,722	0,432	0,658	0,226	0,250%	

Die untere Zahlenreihe gibt die auf die *Einheit* der Speicheldrüsen-X-Chromosomenlänge bezogene durchschnittliche Prozentzahl der Tetraden, die in der betreffenden Region — und nur in dieser — ein einzelnes Chiasma besitzen. Aus dieser Verteilung ist zu erkennen, daß bei nur einem Chiasma je Tetrade dieses nicht etwa bevorzugt in der Mitte liegt, sondern sich mit etwa gleicher Wahrscheinlichkeit in allen Teilen der Chromosomen bilden kann, abgesehen von den beiden Chromosomenenden, in denen die Wahrscheinlichkeit einer Chiasmabildung bedeutend geringer ist. Die durchschnittliche Häufigkeit der Tetraden (bezogen auf die Gesamtzahl aller Tetraden), die zwei — und nur zwei — Chiasmen besitzen, beträgt für den Fall, daß das linke (distale, der Spindelfaser also nicht benachbarte) Chiasma in der

Region	1	2	3	4	5	6	7	8	liegt
	7,11	12,20	8,83	11,26	2,58	0,94	0	— %	
	0,54	1,37	1,26	0,70	0,15	0,06	0	— %	

und für den Fall, daß das rechte (proximale, der Spindelfaser also näher gelegene) Chiasma in der

Region	1	2	3	4	5	6	7	8	liegt
	—	0,03	0,13	1,92	5,31	18,10	11,18	6,25%	
	—	0,003	0,02	0,12	0,32	1,10	0,97	1,25%	

Die untere Zahlenreihe beide Male wie oben nach Division durch die von Charles gegebene zytologische Länge der betreffenden Region. Der Vergleich dieser Zahlenreihen zeigt, daß bei nur zwei Chiasmen je Tetrade die Lage der Chiasmen mehr nach den beiden Chromosomenenden verschoben ist. Dies ist eine Folge der Interferenz: Die Chiasmen legen sich so an, daß ein Abstand zwischen ihnen gewahrt bleibt. Ist dieser Abstand nun aber eine konstante, nur wenig um einen Mittelwert schwankende Größe? Charles' Abb. 4, S. 115 (1938) zeigt, daß dies nicht so ist: Die Distanz zwischen beiden Chiasmen ist keine konstante Größe, sie kann mit etwa gleicher Wahrscheinlichkeit in dem weiten Spielraum von 35—55% der gesamten Chromosomenlänge Charles' schwanken. Die Verhältnisse scheinen also nicht etwa so zu sein, daß bei Bildung von zwei Chiasmen im X-Chromosomenpaar eine Art von Spannungszustand bestände, dermaßen, daß die beiden Chiasmen das Chromosom in einem bestimmten Symmetrieverhältnis einteilten, sondern sie scheinen so zu sein, daß sich das eine Chiasma zwar unter Wahrung eines Interferenzabstandes vom andern, sonst aber *unabhängig* von diesem mit etwa gleicher Wahrscheinlichkeit an jedem anderen Locus der Chromosomen anlegen kann, wobei allerdings die Lage noch durch die Chromosomenenden etwas mehr nach der Mitte zu eingeschränkt wird. Wenn es gelingen würde, das X-Chromosom durch eine Translokation wesentlich zu verlängern, so müßte es eigentlich

möglich sein, diese Verhältnisse noch besser darzulegen, auch für den Fall einer 3-Chiasma-Tetrade.

Es muß allerdings erwähnt werden, worauf CHARLES nachdrücklich hinweist, daß bereits geringe Fehler in der Einordnung der Faktorenloci auf der zytologischen Chromosomenkarte sich sehr empfindlich auswirken würden. Bemerken möchte ich deshalb hierzu noch, daß die Lage des Faktors *bb* ungewiß ist und mit der Zuordnung zum Locus 97 auf dem Chromosom von CHARLES wahrscheinlich dichter an das Spindelfaserende gesetzt ist, als den Verhältnissen im X-Chromosom zur Zeit des Faktorenaustausches entsprechen dürfte. BRIDGES (1938) gibt dem Faktor *bb* auf dem Speicheldrüsen-X-Chromosom den Locus in seinem Bezirk 19 F nach einer unveröffentlichten Untersuchung von SCHULTZ; dann würde *bb* auf der Grenze zwischen Eu- und Heterochromatin, aber noch im Euchromatin liegen, und das proximale Heterochromatin würde dann nach CHARLES nicht mehr als 3% der gesamten Länge des X-Chromosoms der Crossover-Phase betragen. BRIDGES läßt die Frage offen, ob die Lagebestimmung des Faktors *bb* durch PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA richtig ist. Nach PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA (1937) liegt *bb* etwa in der Mitte des Heterochromatins des Speicheldrüsen-X-Chromosoms, und zwar auf der vierten, der insgesamt 9 Chromiolenscheiben dieser heterochromatischen Region. Nach dieser Angabe hätte CHARLES den *bb*-Faktor sogar nur in 1,5% Abstand von der Spindelfaser gesetzt. Nun lassen aber die Inversionsversuche von K. MATHER (1939) vermuten, daß *bb* auf der „genetischen" Karte des X-Chromosoms, das wohl etwa 75 MORGAN-Einheiten (ME = Austauschprozente) bei 25° C ergibt, ungefähr 4 ME (bei Austausch in proximaler Lage des Faktors) von dem zwischen Spindelfaser und *bb* liegenden rechten Bruchlocus der rst^3-Inversion entfernt ist. Genau war dieser Betrag nicht bestimmbar, da die Größe des Verhältnisses der austauschhindernden Wirkung der Spindelfaser zur vermutlich gleichfalls den Austausch herabmindernden Wirkung des freien distalen Chromosomenendes schwer abschätzbar war und auch der linke Bruchlocus der rst^3-Inversion nicht sehr exakt bestimmbar war. Nach GRÜNEBERG (1937) würde der Abstand von *bb* zum rechten Bruchlocus von rst^3 etwa 6 ME (in proximaler Lage) betragen. Diese 4—6 ME müßten aber auf der zytologischen Chromosomenkarte einen größeren Wert als auf der „genetischen" darstellen — also auch mehr als 3% der zytologischen Chromosomenlänge ergeben, um die *bb* auf der Karte von CHARLES von der Spindelfaser entfernt gesetzt wird, da ja der Austausch am proximalen Ende gegenüber den Mittelregionen herabgesetzt sein soll und die zytologische Karte in 100 Teile statt in 75 ME der „genetischen" unterteilt ist. Außerdem muß noch der unbekannte Abstand zwischen dem rechten Bruchlocus der rst^3-Inversion und der Spindelfaser dazugerechnet werden, so daß die Distanz *bb*-Spindelfaser mindestens 10% der zytologischen X-Chromosomenlänge zur Zeit des Faktorenaustausches betragen müßte.

Eine weitere Überlegung macht es gleichfalls wahrscheinlich, daß der heterochromatische proximale Abschnitt zur Zeit des Faktorenaustausches weit größer ist als der nur 3% der Länge betragende heterochromatische Teil des Speicheldrüsen-X-Chromosoms: Bei Betrachtung der oben gebrachten letzten Prozentzahlenreihe der 2-Chiasma-Tetraden, bezogen auf die Einheit der zytologischen Länge des Speicheldrüsen-X-Chromosoms, fällt auf, daß der Wert 1,25% je Längeneinheit der Region 8, *car-bb*, für eine Endregion ein unerwartet hoher Wert ist, wie man aus dem Vergleich mit dem Wert 0,54% je Längeneinheit der Region 1, *sc-ec*, der vorhergehenden Zahlenreihe für 2-Chiasma-Tetraden erkennt. Trotzdem ist die Prozentzahl der Tetraden mit einem Einzelchiasma in dieser Region 8 gering: 0,25! Eine entsprechende Erscheinung sind die hohen Koinzidenzwerte für bereits kurze „genetische" Entfernungen der Region *B-bb* bei meinen eigenen Untersuchungen (1937). Eine plausible Erklärung hierfür brächte die Annahme, daß der um *bb* gelegene Chromosomenabschnitt — also wohl das Heterochromatin — zur Zeit der Crossingover-Phase von bedeutenderer Länge ist als man nach dem Gesamtaustausch dieser Region vermuten darf, da ja mit steigender Distanz die

Koinzidenzwerte ganz allgemein größer werden (Reck 1937). Außerdem machen meine hohen Koinzidenzwerte der *B-bb*-Region die Lagebestimmung des *bb*-Faktors nach Prokofyeva-Belgovskaya wahrscheinlicher als die Bestimmung von Schultz-Bridges; *bb* würde also *im* Heterochromatin liegen. Eine andere weniger wahrscheinliche Erklärung der hohen *B-bb*-Koinzidenz in bereits kurzer „genetischer" Entfernung wäre die, daß das Aneinandergrenzen der beiden verschiedenen Chromatinarten diese hohe Unabhängigkeit der Austauschvorgänge in ihnen bedingt.

Für die folgenden Erörterungen ist die Frage nach der Lage des Faktors *bb* von keiner großen Bedeutung. Erwähnt sei nur noch, daß im Metaphasechromosom die Länge der proximalen heterochromatischen Region etwa $^3/_8$ der gesamten Chromosomenlänge beträgt, auf der Speicheldrüsenchromosomenkarte von Bridges (1938) jedoch nur etwa $^1/_{30}$, also nur $^1/_{11}$ der relativen Metaphaselänge. Würden wir dem Faktor *bb* nach Prokofyeva-Belgovskaya die entsprechende Mittellage im Heterochromatin des Metaphasechromosoms geben, so müßte er etwa bei 80 liegen (das ganze Chromosom in 100 Teile geteilt). Bei proportionaler Veränderung der zytologischen Chromosomenkarte von Charles würden die Regionen dann etwa im Verhältnis 80 : 100 kleiner. Für den Fall der 2-Chiasma-Tetraden könnte also die Distanz zwischen den beiden Chiasmen mit etwa gleichbleibender Wahrscheinlichkeit nicht zwischen den Werten 35 und 55%, sondern nur zwischen 28 und 44% der gesamten Länge des Metaphasechromosoms verschiedenste Größen annehmen. [Nach Muller, Raffel, Gershenson und Prokofyeva-Belgovskaya (1937) wäre *bb* sogar am Locus 70 dieser Chromosomenphase einzuordnen, die Werte würden also 24—37% betragen. Doch will ich damit nicht behaupten, daß das Metaphasechromosom die Längenverhältnisse zur Zeit des Faktorenaustauschs am besten wiedergibt.]

Wenn sich nun Austauschvorgänge in größerer Entfernung gegenseitig nicht mehr beeinflussen sollten, die Koinzidenzwerte nach Erreichen des Wertes 1 in noch größerer Entfernung diesen Wert daher im allgemeinen beibehalten, und wenn man weiterhin die unten begründete Annahme macht, daß die ausgetauschten Chromosomenstücke nicht unter eine gewisse Mindestlänge sinken können, so läßt sich ein Interferenzmaß berechnen, das man zum Vergleich verschiedener Chromosomenschenkel oder Chromosomen benutzen kann. Zur Erläuterung sei das Ergebnis eines Faktorenaustauschversuchs (Reck 1937, Tabelle 12) angeführt: Im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* mit den Faktoren

$$\overset{v}{1}\ \underset{cv}{2}\ \overset{ct}{3}\ \underset{v}{4}\ \overset{g}{5}\ \underset{B}{6}\ \overset{bb}{}$$

betrugen bei 13,5° C die Koinzidenzwerte zwischen den Regionen 2 und 3: 0,21; 2 und 4: 0,78; 2 und 5: 0,88; 2 und 6: 1,09. In Abb. 1 sind die Beziehungen zwischen Koinzidenzwert und regionaler Entfernung der Vergleichsregionen graphisch dargestellt, so daß auf der Ordinate die Koinzidenzwerte über den auf der Abszisse liegenden in Austauschprozenten des betreffenden Versuchs angegebenen Intervallen eingetragen sind. Der Unterschied des Koinzidenzwertes 1,09 von 1 ist als statistisch nicht gesichert negiert worden[1]. Mit wachsender Ent-

[1] In den folgenden Abbildungen wurde entsprechend die unsichere ±-Differenz von 1 (nach Erreichen dieses Koinzidenzwertes) negiert; sie ist meist geringer als 0,09!

fernung der Vergleichsregionen (hierzu einschließlich): 2—3 (20,6); 2—4 (32,8); 2—5 (45,2); 2—6 (59,2) steigt die Koinzidenz je Abszisseneinheit zunächst *langsam*, dann *schnell* und dann wieder *langsam* bis zum Wert 1 an. Die Steigungsgröße der Koinzidenzkurve, also der Differentialquotient, Koinzidenzzuwachs dy, Regionenlängenzuwachs dx, erreicht in einer gewissen Entfernung ihr Maximum, um dann wieder geringer zu werden. Die Steigungsgröße folgt der Kurve einer um einen Mittelwert schwankenden Größe; dies läßt vermuten, daß hier tatsächlich zytologisch eine solche Größe vorliegt, die als *Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke* gedeutet werden kann, innerhalb der die Interferenz also als absolut betrachtet werden soll. Um nun einen Ansatzpunkt für die

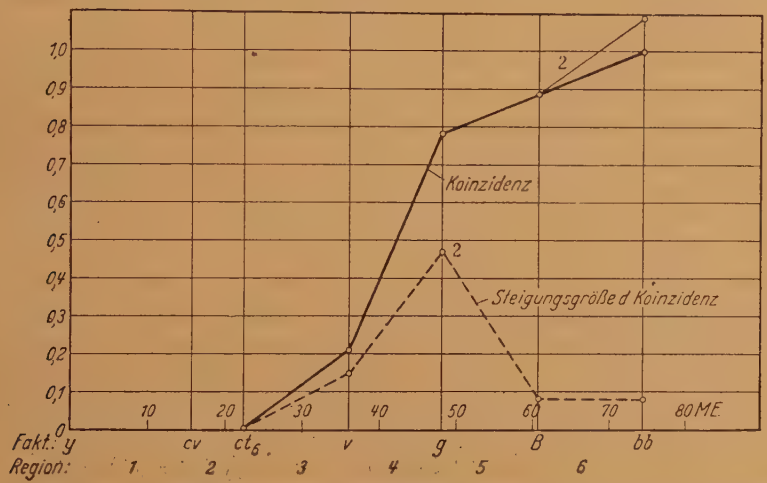


Abb. 1. Koinzidenz der Region cv-ct_6 mit den Regionen ct_6-v, v-g, g-B, B-bb: ———; Steigungsgröße der Koinzidenz (dy/dx): - - - - -. Temperatur 13,5° C. Nach Resultaten von Reck (1937).

Berechnung eines praktisch brauchbaren Interferenzmaßes zu gewinnen, nehmen wir die Existenz einer solchen Mindestlänge an und beachten ihre von Fall zu Fall mögliche Schwankung um den aus dem Maximum der Steigungsgröße gefolgerten Mittelwert nicht. Sie betrage i Austauschprozente. Die gesamte Chromosomenstrecke sei gleich g, und $f = g - i$ sei eine hypothetische Strecke mit freiem, durch Interferenz nicht behindertem Austausch; dann ist $f = \sqrt{2\,d}$, wobei d gleich dem Zähler der in Zehntausendstel ausgedrückten Doppelaustauschzahl ist. Doppelaustausch ist hier nur solcher, bei dem das Intervall durch keinen weiteren Austausch unterbrochen ist; 3facher Austausch wird als zwei Doppelaustauschvorgänge gewertet (Reck 1937, S. 175). Als *Interferenzmaß* ergibt sich dann das *Verhältnis* zwischen i und f; $(i : f)$:

Die obere Schwankungsgrenze einer Mindestlänge wäre mit der Distanz zwischen den Vergleichsregionen gegeben, bei der der Koinzidenzwert den Wert 1 erreicht; die beiden Vergleichsregionen müssen sehr kurz sein. Die Frage nach der unteren Schwankungsgrenze bliebe jedoch umstritten. Manche

Autoren nehmen eine solche untere, bereits mit genetischen Methoden bestimmbare Grenze nicht an. So ginge z. B. aus der Genkurve LUDWIGS (1938), die ein Diagramm sein soll, „welches die Beziehungen zwischen Austausch- und Mapdistance-Werten sinnfällig zur Darstellung bringt" (S. 79), und die für das X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* ein Halbkreis mit einem Radius von 25 ME sein soll (S. 76), hervor, daß auch in kürzester Entfernung der Vergleichsregionen der Koinzidenzwert größer als 0 ist, die Interferenz also nicht absolut sein kann und es demnach auch keine Mindestlänge ausgetauschter Chromosomenstücke geben kann. Bei absoluter Interferenz innerhalb sehr kurzer Chromosomenregionen müßte die Genkurve LUDWIGS nämlich zu einer geraden Linie werden, wenn man zu ihrer Konstruktion die Rekombinationswerte sehr kurzer benachbarter Chromosomenregionen verwendete, zwischen deren äußeren Grenzen ein Doppelaustausch nicht eintreten könnte. Als Beweis für die Nichtexistenz der von mir aus der Kurvenform der Steigungsgröße der Koinzidenz gefolgerten, von Einzelfall zu Einzelfall um einen Mittelwert schwankenden Mindestlänge kann nicht etwa angeführt werden, daß im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* innerhalb der Region *sc-ec-cv* (13,7 ME) mit starker Interferenz Doppelaustausch doch beobachtet wurde; diese Region ist auch zytologisch (Speicheldrüsenchromosom) recht lang.

Die Frage nach der Schwankungsform und der noch möglichen untersten Schwankungsgrenze der Mindestlänge bleibt weiterhin von großer Wichtigkeit, und ihre Klärung würde einen Einblick in die Längenverhältnisse innerhalb des Chromosoms zur Zeit des Faktorenaustauschs gestatten. Ich kann also die Meinung LUDWIGS (1938, S. 94): „Der Begriff der Interferenzstrecke im obigen Sinne muß also verschwinden" nicht teilen. Der von LUDWIG eingeführte Begriff der modalen Bruchdistanz stellt natürlich etwas anderes dar als die Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke. Die modale Bruchdistanz dürfte etwa gleich der oberen Schwankungsgrenze der Mindestlänge sein.

(Irrtümlicherweise gibt LUDWIG [1938, S. 105] als das von mir [1936/37] verwendete Interferenzmaß die in Austauschprozent berechnete Strecke i selber an anstatt des Verhältnisses $i : f$ — außerdem zitiert LUDWIG die Formel falsch: $i = \sqrt{2\,\mathrm{d}}$, statt richtig: $i = g - \sqrt{2\,d}$.)

Eine Einfügung dieser $(i : f)$-Werte in die von LUDWIG (1938, S. 106) aufgestellte Tabelle 9, hier Tabelle 1, in der die Stärke der Interferenz in verschiedenen Regionen des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* an dem Versuch von RECK (25° C), berechnet nach verschiedenen Methoden, dargestellt werden soll:

Tabelle 1.

	y-ct	*cv-v*	*ct-g*	*v-B*	*g-bb*
b unkorrigiert[1]	0,272	0,228	0,248	0,222	0,253
Koinzidenz	0,08	0,13	0,19	0,15	0,41
i nach ANDERSON und RHOADES	0,97	0,93	0,90	0,91	0,74
i nach RECK	0,221	0,170	0,172	0,161	0,139
ϱ nach LUDWIG	0,457	0,307	0,292	0,300	0,192
$(i : f)$, 25° C, zu vergleichen mit „*i* nach RECK"	4,36	2,97	2,29	2,65	1,21
$(i : f)$, 30° C, RECK	2,72	1,96	1,32	1,87	0,98
$(i : f)$, 13,5° C, RECK	2,74	2,26	1,29	2,01	1,18

[1] D. h. Summe der beiden benachbarten *f*-Werte (Anmerkung von RECK: Dieses f von LUDWIG bedeutet den Rekombinationswert der beiden, eine Region begrenzenden Faktoren!)

ergibt in der Region *v-B* eine bemerkenswerte Änderung, und zwar einen Anstieg des Wertes gegenüber der Region *ct-g*, also eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen nach der Formel von ANDERSON und RHOADES und auch mit dem LUDWIGschen ϱ, obgleich die *i*-Werte in anderer Weise schwanken.

Die in Abb. 1 ff. dargestellten Kurven können natürlich nur in sehr grober Weise die Verhältnisse wiedergeben, da die einzelnen Intervalle zu groß sind. Ein Versuch mit sehr kleinen Intervallen würde den Kurvenverlauf besser wiedergeben und meines Erachtens auch den Beweis erbringen, daß die LUDWIGsche Genkurve, derart konstruiert, daß man stets nur drei aufeinanderfolgende Gene benutzt, eine gerade Linie ergeben würde, der Verlauf der LUDWIGschen Kurve also anders wäre als bei Konstruktion mit Rekombinationswerten weit entfernter Faktoren.

Man kann nun den Einwand erheben, daß der Kurvenverlauf der Steigungsgröße der Koinzidenz, aus dem ja von mir die Existenz einer Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke gefolgert wurde, stark von der als Abszisse verwendeten Länge der einzelnen zwischen den Faktoren gelegenen Regionen abhängt. Ich habe deshalb die Koinzidenzverhältnisse nicht nur für die eine Region 2, *cv-ct*, meines Versuchs bei 13,5° C dargestellt und als X-Achse nicht allein die „genetische" (= Crossingover-Prozent) Länge des X-Chromosoms dieses Versuchs gewählt, sondern auch für alle andern Chromosomenregionen: 1, 2, 3, 4, 5, 6 aller drei Temperaturexperimente: 13,5, 25 und 30° C; ferner als X-Achse auch die Speicheldrüsen-X-Chromosomenkarte von CHARLES und die 1938 verbesserte Speicheldrüsen-X-Chromosomenkarte von BRIDGES gewählt. Stets steigt die Koinzidenz mit wachsender Abszissendistanz zunächst *langsam*, dann *schnell* und dann wieder *langsam* gegen 1 an. Nur bei der Koinzidenz der Region *B-bb* (Region 6 meiner Versuche) fehlt oft der anfängliche langsame Anstieg (Koinzidenz 5 und 6); es hat dann den Anschein, als ob hier der Wendepunkt der Schwankungskurve der Mindestlänge (Kurve der Steigungsgröße der Koinzidenz) bereits innerhalb der Regionen 6+5 überschritten wäre, was wohl dadurch zu erklären ist, daß die Mindestlänge auch öfter die zytologisch wohl bedeutende Länge der *B-bb*-Region unterschreitet. Eine Verlängerung der *B-bb*-Region auf der X-Achse und ihre weitere Aufteilung in mehrere Regionen würde wohl diese Erscheinung zum Wegfall bringen. Auch die Koinzidenzverhältnisse der Regionen des Versuchs von BRIDGES und OLBRYCHT:

$$\overset{sc}{1}\ {}_{ec}\,\underline{2}\ \overset{cv}{3}\ {}_{ct}\,\underline{4}\ \overset{v}{\underline{5}}\ {}_{g}\,\underline{6}\ \overset{f}{}$$

(1926) wurden untersucht und als X-Achse sowohl die „genetische" Länge als auch die Speicheldrüsen-X-Chromosomenlänge (BRIDGES 1938) gewählt. Auch hier der gleiche Anstiegsmodus der Koinzidenzwerte bis zum Werte 1. Aber auch die Tetraden-Chiasma-Koinzidenz der Regionen

$$\overset{sc}{\underline{1}}\ {}_{ec}\,\underline{2}\ \overset{cv}{\underline{3}}\ {}_{ct}\,\underline{4}\ \overset{v}{\underline{5}}\ {}_{s}\,\underline{6}\ \overset{f}{\underline{7}}\ {}_{car}\,\underline{8}\ \overset{bb}{}$$

nach der oben erwähnten Veröffentlichung von CHARLES hat die gleiche Beschaffenheit, ob man nun als Länge der X-Achse die aus den Crossingover-Daten von CHARLES nach der WEINSTEINschen Formel errechneten Prozente der Chiasmen wählt oder seine zytologische Speicheldrüsen-X-Chromosomenkarte. Die Kurven der Steigungsgröße der Koinzidenz sind monomodal und lassen den Schluß auf eine um einen Mittelwert schwankende Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke zu; siehe Abb. 1—8 [1]).

[1] Weiteres Abbildungsmaterial und Belege beim Verfasser.

Daß die Austauschverhältnisse in den Autosomen von *Drosophila melanogaster*, die ja eine mittelständige Spindelfaser haben, von denen des X-Chromosoms Unterschiede aufweisen, scheint z. B. aus den Untersuchungen von BOOST und LUDWIG (1939) hervorzugehen.

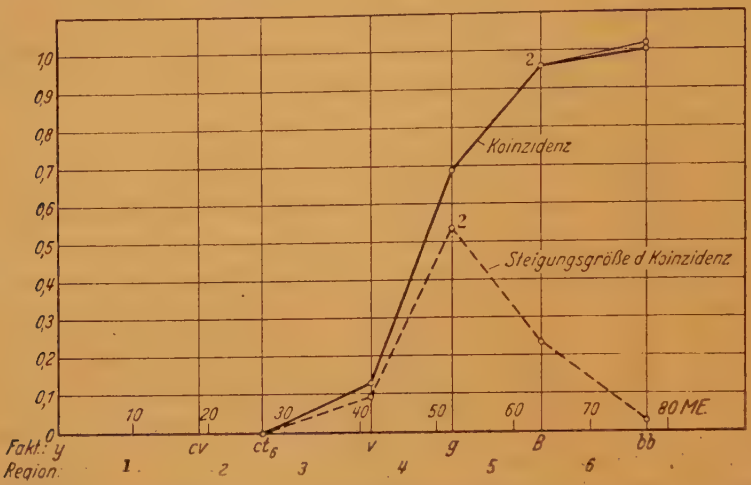


Abb. 2. Koinzidenz der Region *cv-ct₆* mit den Regionen *ct₆-v*, *v-g*, *g-B*, *B-bb*: ———; Steigungsgröße der Koinzidenz (dy/dx): - - - - - -. Temperatur 25° C. Nach Resultaten von RECK (1937).

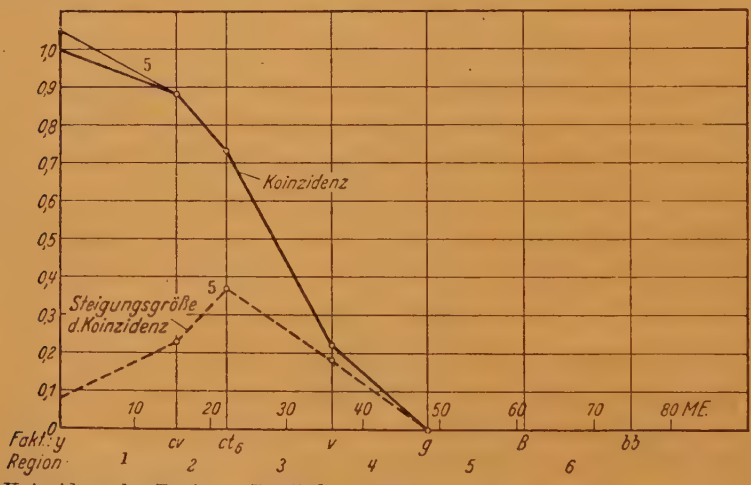


Abb. 3. Koinzidenz der Region *g-B* mit den Regionen *v-g*, *ct₆-v*, *cv-ct₆*, *y-cv*: ———; Steigungsgröße der Koinzidenz (dy/dx): - - - - - -. Temperatur 13,5° C. Nach Resultaten von RECK (1937).

Zu einer anderen Frage möchte ich noch Stellung nehmen, die aber mit dem oben behandelten Problem in keinem direkten Zusammenhang steht. Aus meinen Untersuchungen (1937) geht hervor, daß eine Temperaturänderung die Interferenz und die Austauschwerte nicht nur im proximalen, heterochromatischen, sondern auch im distalen, euchromatischen Teil des X-Chromosoms stark verändert. Nun kommt MATHER (1939) zu dem Ergebnis: "Thus of the two special properties of the centric region in crossing over, ... that of variable

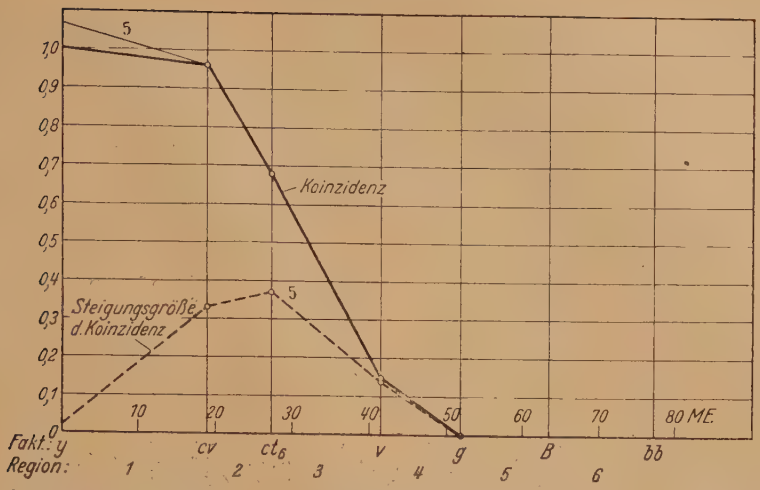


Abb. 4. Koinzidenz der Region *g-B* mit den Regionen *v-g*, ct_6-*v*, *cv-ct*$_6$, *y-cv*: ——; Steigungsgröße der Koinzidenz (dy/dx): - - - - - -. Temperatur 25° C. Nach Resultaten von Reck (1937).

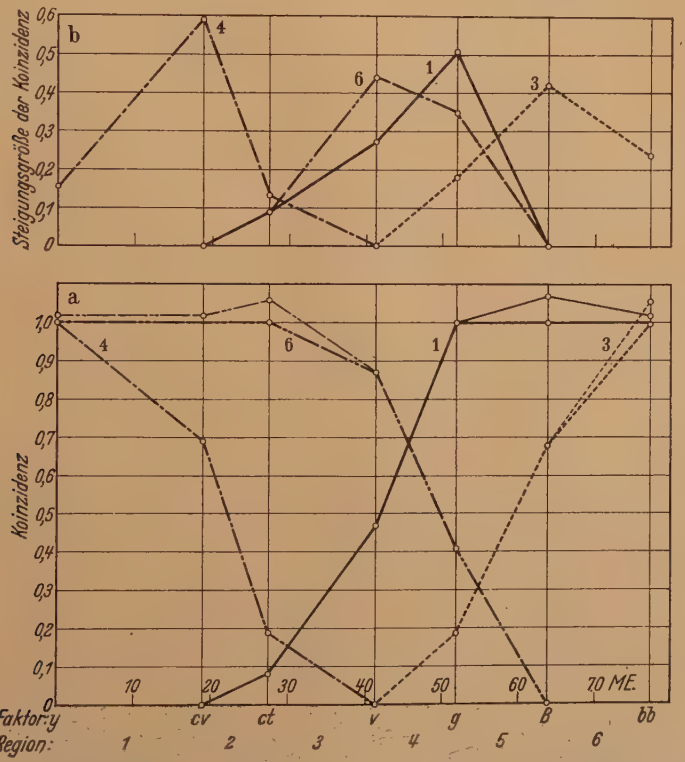


Abb. 5 a u. b. a Koinzidenz der Regionen 1, 3, 4, 6 (unten). b Steigungsgröße (dy/dx) dieser Regionenkoinzidenz (oben). Temperatur 25° C. Nach Resultaten von Reck (1937).

frequency is a property solely of the heterochromatin", und Gottschewski (1939) äußert über Mather: „Seine . . . Experimente beweisen, daß auf Temperatureinwirkungen *nur* heterochromatische Chromosomenabschnitte reagieren."

Diese Ergebnisse MATHERs stehen im Widerspruch zu meinen eigenen Experimentalergebnissen. Es wird zwar von einigen Experimentatoren vermutet, daß im euchromatischen Teil des X-Chromosoms einige heterochromatische Regionen eingeschaltet seien, doch ist diese Frage noch ungeklärt. C. B. BRIDGES weist in seiner "revised map of the salivary gland X-chromosome of *Drosophila melanogaster*" (1938) nicht besonders auf die Existenz solcher eingeschalteten Heterochromatinregionen hin, aber er gibt an, daß nicht selten Bildungen von Nucleolus ähnlichem Typ bei 19 E und 11 A seiner Chromosomeneinteilung beobachtet werden können. Der Locus 11 A muß zwischen den Faktoren *v* und *g* liegen. Nach CASPERSSON und anderen Autoren ist nun der Nucleolus als ein Stoffwechselprodukt aufzufassen, zu dessen Bildung das Heterochromatin unerläßlich ist. Man könnte also aus der Bildung von Nucleolen

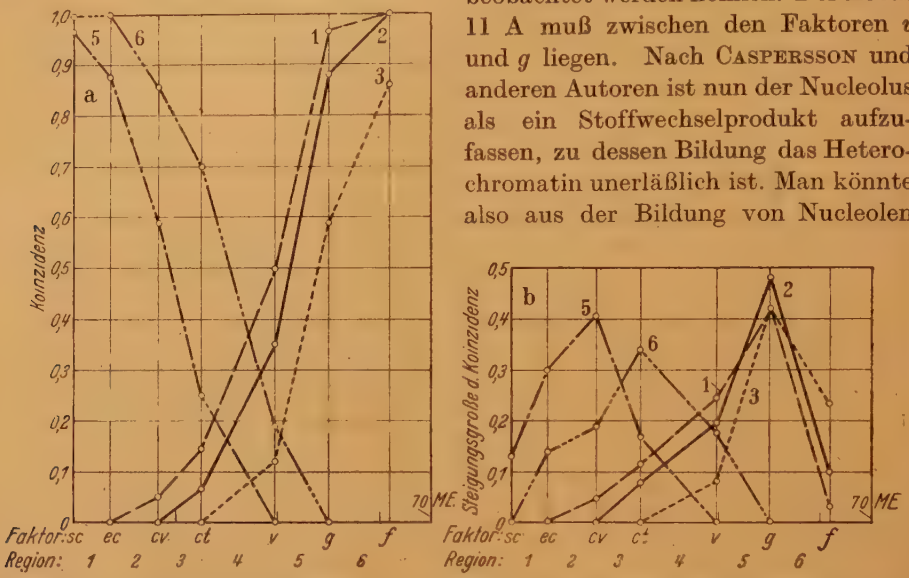


Abb. 6 a u. b. a Koinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 5, 6. Länge der X-Achse in Crossover-Prozent = ME. b Steigungsgröße der Koinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 5, 6. Länge der X-Achse in Crossover-Prozent = ME. Temperatur 25° C. Nach Resultaten von BRIDGES und OLBRYCHT (1926).

an bestimmten Stellen des Chromosoms auf die Nachbarschaft von Heterochromatin schließen und demnach einen heterochromatischen Abschnitt zwischen *v* und *g* annehmen.

Nach MATHER reagiert nur das Heterochromatin auf Temperatur*erhöhung*, und zwar mit einer Erhöhung des Austauschs. Extrem tiefe Temperaturen wurden von ihm nicht geprüft. Nach meinen eigenen Untersuchungen zeigte sich bei hoher Temperatur eine Austauscherhöhung in den Regionen *B-bb* (hier am stärksten), aber auch in den angrenzenden Regionen *g-B* und *v-g*, während innerhalb des Bereiches *cv-v* sich keine Erhöhung des Austauschs zeigte, wohl aber eine Änderung der Interferenz, und in der distalen Region *y-cv* eine geringe Austauschverminderung. Bei tiefer Temperatur war der Austausch in der distalen Region von *y* bis *ct* vermindert, in der Region *v-g* erhöht, die Regionen *ct-v* und *g-B* zeigten ein unregelmäßiges Verhalten und die großenteils heterochromatische Region *B-bb* zeigte keine Änderung. Ich kann also nach diesen Ergebnissen die Ansicht von MATHER und von GOTTSCHEWSKI nicht teilen, selbst wenn zwischen *v* und *g* ein heterochromatischer Abschnitt liegt. Es dürften wohl bei einer Temperaturänderung sich zahlreiche Bedingungen

in der Zelle ändern, die alle irgendwie einen Einfluß auf die Austauschvorgänge haben, z. B. etwa eine Viskositätsänderung nicht nur der Chromosomen, sondern auch des Plasmas erfolgen.

Tabelle 2 gibt die Länge der Chromosomenstrecken g für die Daten von BRIDGES und OLBRYCHT und von RECK (s. oben) in Austauschprozenten an, für die Daten von CHARLES (s. oben) in Tetradenchiasmaprozenten, die von CHARLES nach den Formeln von WEINSTEIN aus den Austauschprozenten des Doppelversuchs von BRIDGES berechnet wurden. Durch diese Umrechnung wird die Längenzahl des Chromosoms etwa verdoppelt. Ferner gibt die Tabelle 2 die oben definierte Mindestlänge i an sowie das Interferenzmaß $i : f$. Infolge der geringen Doppelaustauschzahl sind die Werte über kurze Chromosomenstrecken allerdings statistisch sehr unsicher, z. B. bei CHARLES für die Regionen *sc-ec-cv*; *ec-cv-ct*; *f-car-bb*.

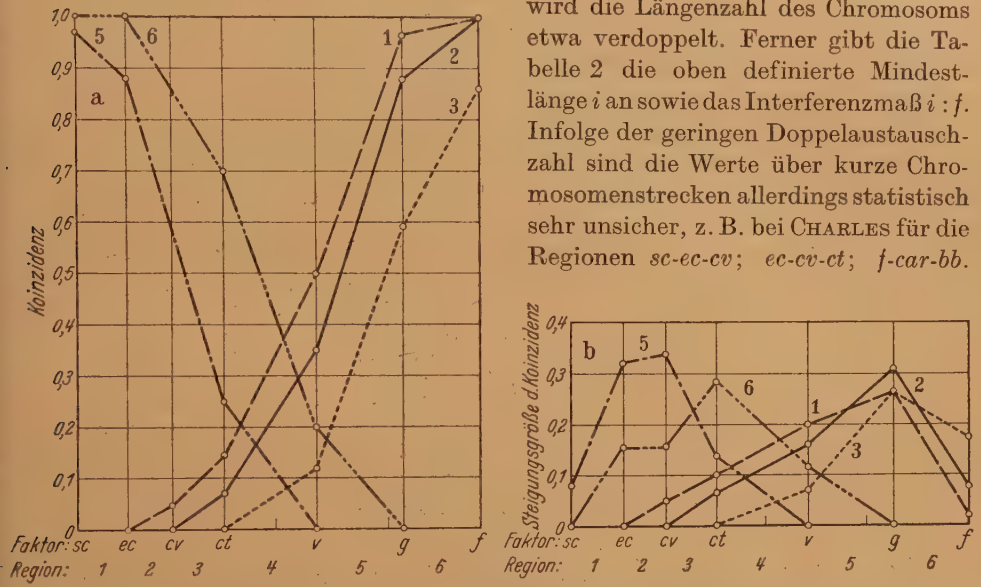


Abb. 7a u. b. a Koinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 5, 6. Länge der X-Achse: Speicheldrüsen-X-Chromosomenkarte von BRIDGES (1938) = 100. b Steigungsgröße der Koinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 5, 6. Länge der X-Achse: Speicheldrüsen-X-Chromosomenkarte von BRIDGES (1938) = 100. Temperatur 25° C. Nach Resultaten von BRIDGES und OLBRYCHT (1926).

Folgende Faktoren liegen im Chromosom sehr dicht beieinander und können sich deshalb bei der Regionenbegrenzung gegenseitig vertreten: *yellow* (*y*, locus: 0,0) und *scute* (*sc*: 0,0+); *sable* (*s*: 43,0) und *garnet* (*g*: 44,4); *forked* (*f*: 56,7) und *Band* (*B*: 57,0) (Loci nach BRIDGES 1938). Doch dürften in der Tabelle 2 bei den einzelnen Versuchen kleine Differenzen der Daten von mir gleichgewerteter Regionen auch durch die verschiedene Faktorenlage bedingt sein.

Die Mindestlänge i ist zwar im distalen Abschnitt meist größer als im proximalen, sie zeigt aber bei den einzelnen Versuchen fast immer eine erstaunliche Konstanz, sobald die Länge der geprüften Chromosomenstrecke g mit Überschreiten des Mittelwertes der Mindestlänge i eine genügende Größe erreicht hat. Der Einfluß der Temperatur auf die Interferenz geht aus der Tabelle 2 deutlich hervor. Im Bereich von 19—25° C ist er gering: Für gleiche Chromosomenstrecken differieren die 19°- und 25°-($i : f$)-Werte der einzelnen Versuche wenig. Sobald jedoch der für das Leben der Fliege optimale Temperaturbereich überschritten ist (so bei 13,5° C bzw. 30° C), wird die Interferenz vermindert, was besonders im euchromatischen distalen Chromosomenteil aus den

$(i : f)$-Werten erkennbar ist. Vielleicht darf man hier die Größe der Interferenz als ein ungefähres Maß für die Stabilität der chromosomalen Struktur werten. Diese wäre dann also im für die Fliege optimalen Temperaturbereich am stärksten. Ob sich dieses Ergebnis auf alle Chromosomen anderer Dipteren, Insekten oder gar Tierklassen verallgemeinern ließe, ist ein Problem, das der Prüfung wert wäre. Die Abhängigkeit der Interferenz vom Alter der Fliege wurde von mir bereits 1937 festgestellt.

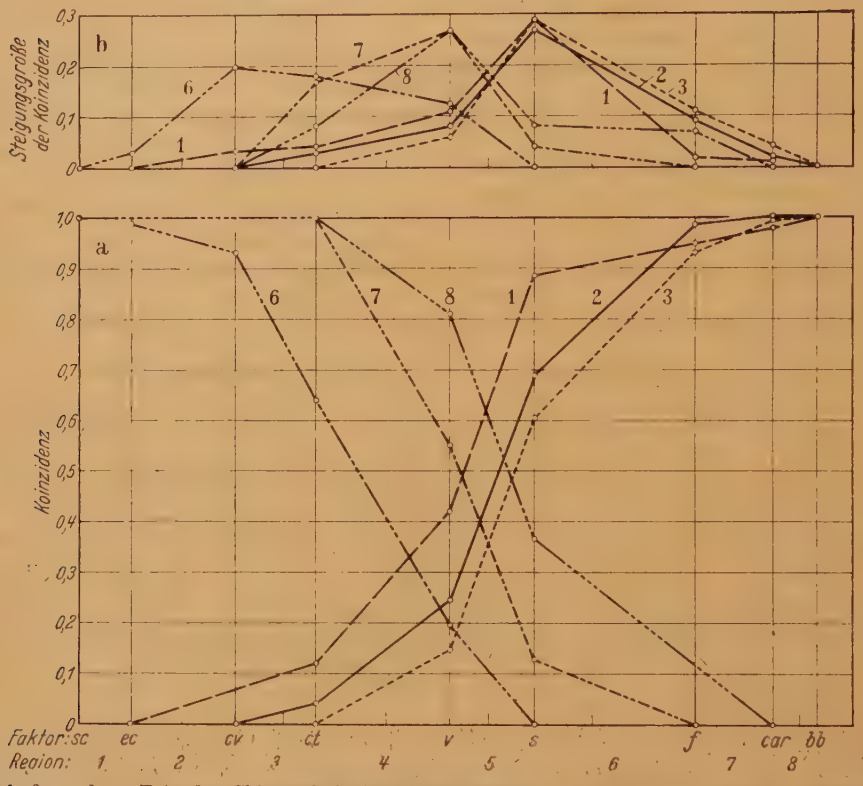


Abb. 8 a u. b. a Tetraden-Chiasmakoinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 6, 7, 8 (unten). b Steigungsgröße der Tetraden-Chiasmakoinzidenz der Regionen 1, 2, 3, 6, 7, 8 (oben). Länge der X-Achse = Tetraden-Chiasmaprozente. Temperatur 19° C. Nach Resultaten aus CHARLES (1938).

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse früherer Crossingover-Experimentalarbeiten verschiedener Autoren am X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* werden mathematisch analysiert. Mit wachsender Distanz zweier Vergleichsregionen steigen die „totalen" Koinzidenzwerte jeder Region zunächst langsam, dann schnell und darauf wieder langsam bis zu dem Wert 1 an, den sie in noch größerer Entfernung beizubehalten pflegen, wobei es gleichgültig ist, ob man als Abstand der Regionen die übliche „genetische" Länge (= Crossingover-Prozente), Tetradenchiasmaprozente (bei Tetradenchiasmakoinzidenz) oder die zytologische Distanz (Speicheldrüsenchromosomen) wählt. Die Steigungsgröße der Koinzidenz (dy/dx) folgt einer monomodalen Kurve.

Tabelle 2. *„Genetische" Länge g, Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke i und Interferenzmaß (i : f) der betrachteten Chromosomenstrecke g, berechnet aus 5 Versuchen dreier Experimentatoren am Faktorenaustausch im X-Chromosom von Drosophila melanogaster bei 4 verschiedenen Temperaturen: 13,5, 19, 25 und 30° C.*

Grenzfaktoren	Reck (1937)			Bridges und Olbrycht (1926)	Charles (1938) nach Bridges (1935)	Reck (1937)			Bridges und Olbrycht (1926)	Charles (1938) nach Bridges (1935)	Reck (1937)			Bridges und Olbrycht (1926)	Charles (1938) nach Bridges (1935)
	g-% 30° C	g-% 13,5°	g-% 25° C	g-% 25° C	g-% T-Ch. 19° C	i 30° C	i 13,5°	i 25° C	i 25° C	i 19° C	i : f 30° C	i : f 13,5°	i : f 25° C	i : f 25° C	i : f 19° C
sc-cv				16,4	30,7				14,0	25,6				5,8	5,0
sc-ct				24,8	46,3				19,3	37,2				3,5	4,1
sc(y)-ct[1]	26,5	22,1	27,2	24,7		19,4	16,2	22,1	19,9		2,72	2,74	4,36	4,15	
sc(y)-v	41,0	36,1	41,4	39,5	72,5	19,2	17,7	23,9	23,5	46,1	0,88	0,96	1,36	1,4	1,7
sc(y)-g(s)	53,1	48,3	51,9	50,5	88,9	17,9	17,6	22,4	22,8	44,6	0,51	0,57	0,76	0,8	1,0
sc(y)-f(B)	66,4	60,7	63,6	61,9	119,7	18,1	18,7	21,7	22,2	43,4	0,38	0,45	0,52	0,56	0,57
sc-car					134,7					43,6					0,48
sc(y)-bb	84,1	74,7	77,2		143,5	19,4	19,0	21,1		44,5	0,30	0,34	0,38		0,45
ec-ct				18,0	36,0				14,7	30,9				4,53	6,0
ec-v				32,7	62,2				21,0	41,9				1,8	2,0
ec-g(s)				43,7	78,6				21,0	41,2				0,93	1,1
ec-f				55,1	109,4				20,8	41,0				0,6	0,6
ec-car					124,4					41,3					0,5
ec-bb					133,2					42,3					0,47
cv-v	22,9	20,6	22,8	23,1	41,9	15,2	14,3	17,0	17,6	30,7	1,96	2,26	2,97	3,1	2,8
cv-g(s)	35,0	32,8	33,2	34,1	58,2	15,7	15,6	18,7	19,2	32,8	0,81	0,91	1,29	1,29	1,29
cv-f(B)	48,3	45,2	44,9	45,5	89,1	17,0	17,6	19,2	19,8	36,5	0,55	0,64	0,75	0,76	0,70
cv-car					104,0					37,6					0,57
cv-bb	65,9	59,2	58,6		112,9	17,1	17,5	17,9		38,8	0,35	0,42	0,44		0,52
ct-g(s)	26,6	26,1	24,8	25,7	42,6	15,2	14,7	17,2	16,7	28,0	1,32	1,29	2,29	1,84	1,91
ct-f(B)	39,9	38,5	36,5	37,1	73,5	17,3	17,4	18,6	18,0	35,5	0,77	0,82	1,04	0,95	0,94
ct-car					88,4					36,6					0,71
ct-bb	57,6	52,5	50,1		97,3	17,0	17,2	17,0		37,3	0,42	0,49	0,51		0,62
v-f(B)	25,4	24,6	22,2	22,4	47,2	16,5	16,4	16,1	15,4	33,1	1,87	2,01	2,65	2,20	2,35
v-car					62,1					37,6					1,53
v-bb	43,1	38,6	35,8		71,0	16,3	16,9	15,4		38,7	0,61	0,78	0,76		1,20
s-car					45,8					34,8					3,18
g(s)-bb	31,0	26,4	25,3		54,7	15,3	14,3	13,9		35,9	0,98	1,18	1,21		1,9
-f-bb					23,8					18,3					3,34

Verfasser hält diese Kurve für das Ergebnis von Schwankungen der Mindestlänge der ausgetauschten Chromosomenstücke um einen Mittelwert. Sieht man von dieser Schwankung der Mindestlänge ab, betrachtet sie also als eine konstante Größe (= i% Crossingover), und nimmt man an, daß die Crossovers sich in größerer Distanz unabhängig voneinander vollziehen, so läßt sich für eine Chromosomenstrecke (g-%) eine Formel ableiten: $f = g\text{-}i$, wobei $f = \sqrt{2\,d}$ und d = dem Zähler der in Zehntausendstel ausgedrückten Doppelaustauschzahl innerhalb der Chromosomenstrecke g ist (3facher Austausch wird dabei als 2facher Doppelaustausch gewertet). Das Interferenzmaß ist dann ($i : f$).

[1] Berechnet unter der Annahme, daß Doppelaustausch *sc-ec-cv* nicht entdeckbar sei zum Vergleich mit den Werten von Reck, der den Faktor *ec* nicht benutzt.

Die i-Werte und $(i : f)$-Werte sind in verschiedenen, genetisch gleichlangen Regionen des X-Chromosoms etwas verschieden, distal meist größer als proximal. Sie sind stark von der Temperatur abhängig; am größten sind sie im mittleren, für die Fliege optimalen Temperaturbereich (19—25° C). Bei gleicher Temperatur zeigen die i-Werte für das gesamte Chromosom beachtenswerte Konstanz. Die *bb*-Region zeigt Besonderheiten.

Anhang.

Zur Klärung der Frage nach der Beziehung zwischen Chiasma und Crossingover weise ich außer auf die bereits bei RECK (1936) zitierte Arbeit von M. J. D. WHITE, (1934): "The influence of temperature on chiasma frequency" auf die botanischen zytogenetischen Arbeiten von F. OEHLKERS (1940 und früher) an *Oenothera* und auf die Arbeiten seiner Schule hin[1]: H. ERNST (1939a, 1939b, 1940) an *Antirrhinum*; B. JAPHA (1939) an *Oenothera*; C. HARTE (1942) an *Oenothera*; J. STRAUB (1938) an *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia* und andere sowie auf das wertvolle Sammelreferat STRAUBs (1939) über den Spiralbau der Chromosomen und auf die in das schwierige *Oenothera*-Problem gut einführende Darstellung von RENNER (1946). Die experimentellen Arbeiten verfolgen unter anderen das Ziel, die zytologische Grundlage des genetischen Crossingover festzustellen und stellen soweit den Versuch einer Parallelisierung von genetischem Crossingover und Chiasmabildung dar. Bei manchen botanischen Objekten z. B. *Oenothera* ließen sich die Chiasmen selber infolge technischer Schwierigkeiten nicht beobachten. Doch glauben die Verfasser, gestützt auf Untersuchungsergebnisse STRAUBs an *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia*, daß in der späten Diakinese von *Oenothera* und *Antirrhinum* nur solche chromosomalen Ringe und Bivalente noch Endbindungen aufweisen, in denen nach erfolgter Paarung der Chromosomen (im Zygotän und Pachytän) im frühen Diplotän Chiasmabildungen (= genetisches Crossingover) erfolgt waren. Nicht immer war ein solcher Parallelisierungsversuch erfolgreich, was aber wohl durch die Schwierigkeiten, die die untersuchten Objekte bieten, verursacht sein mag. Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß die Pflanzen *(Oenothera, Antirrhinum)*, heterozygot für Erbfaktorenpaare, deren Erbgang verfolgt werden konnte, während der Blütenentwicklung Einflüssen der Umwelt, wie verschiedenem Grade von Trockenheit, hoher und tiefer Temperatur sowie plötzlichem starkem Temperaturwechsel (Temperaturschock) ausgesetzt wurden. Infolge dieser Einwirkungen war der Ablauf der Meiosis in verschieden starkem Grade verändert. Zeigten nun die verfolgten Erbfaktorenpaare der behandelten Blütenknospen der Pflanzen etwa einen verminderten Austausch gegenüber denen der normal behandelten Kontrollkulturen, so konnte gleichzeitig in der Diakinese ein erhöhter Bindungsausfall (eine größere Anzahl gelöster Endbindungen der Bivalente bzw. größere Anzahl geöffneter Chromosomenringe, also Chromosomenketten) mikroskopisch in den Pollenmutterzellen bzw. Makrosporenmutterzellen beobachtet werden, die während der Behandlung in die Meiosestadien eingetreten waren. Dieses parallele Verhalten von Endbindungszustand und Crossingoverwert wird, wie gesagt, durch eine gemeinsame Ursache,

[1] Siehe auch Arbeitsfolge: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I—X. Z. Bot. 29 (1935); 34 (1939); Jb. Bot. 85 (1937).

die Chiasmabildung, erklärt, die somit als Ursache des genetischen Crossingovers gewertet wird.

Oenothera und *Drosophila melanogaster* haben im Chromosomenbau dieses gemeinsam: Der um die Spindelfaserinsertion gelegene Teil ist heterochromatisch, die Chromosomenenden euchromatisch. Wenn nun Brigitte Japha[1] sich gleichzeitig auf andere Autoren[2] stützend, feststellt „..Chiasmen finden sich nun bei *Oenothera* fast ausschließlich im Euchromatin" und auf die große Seltenheit von Chiasmafunden im Heterochromatin hinweist, so stimmt dies unter den obigen Gesichtspunkten gut mit dem von Reck (1936, S. 187) aus der hohen Koinzidenz der *g-B-bb*-Region des X-Chromosoms von *Dros. mel.* gefolgerten geringen Austausch der heterochromatischen *bb*-Region überein. Auch Muller und Painter (1932) folgerten geringen Austausch in der *bb*-Region. Mather (1939) findet in seinen Inversionsversuchen am X-Chromosom von *Dros. mel.* (y^4, sc^4, sc^8, rst^3) "the heterochromatin can show crossing-over, the frequency obtained being dependent on distance from the centromere", d. h. daß der Austausch im Heterochromatin des X-Chromosoms herabgesetzt ist, macht aber dafür die Spindelfasernähe als Ursache verantwortlich. Jedenfalls dürfte nach den bisherigen Untersuchungen nichts gegen die Deutung Chiasma = Crossingover sprechen.

Literatur.

Bauer, H.: Cytogenetik. Fschr. Zool., N. F. 1—3 (1937/38). — Chromosomenforschung. Fschr. Zool., N. F. 4—7 (1939—1943). — Boost, Ch.: Genetische Untersuchungen zur Chiasmabildung und Interferenzwirkung bei *Drosophila*. Z. Vererbungslehre 77, 386 (1939). — Boost, Ch. u. W. Ludwig: Über die Häufigkeit mehrfacher Chiasmen und ihre Beziehung zu einer gerichteten Chiasmabildung. Chromosoma 1, 300 (1939). — Bridges, C. B.: A revised map of the salivary gland X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. J. Hered. (Am.) 29, 1 (1938). — Bridges, C. B. and R. M. Olbrycht: The multiple stock "X-ple" and its use. Genetics (Am.) 11, 41 (1926). — Caspersson, T.: Nukleinsäureketten und Genvermehrung. Chromosoma 1, 605 (1940a). — Die Eiweißverteilung in den Strukturen des Zellkerns. Chromosoma 1, 562 (1940b). — Über Eiweißstoffe im Chromosomengerüst. Naturw. 28, 514 (1940c). — Studien über den Eiweißumsatz der Zelle. Naturw. 29, 33 (1941). — Charles, D.: The spatial distribution of cross-overs in X-chromosome Tetrads of *Drosophila melanogaster*. J. Genet. 36 (1938). — Ernst, Hans: Meiosis und Crossing over. Zytologische und genetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. 33 (1939a). — Zytogenetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. 34 (1939b). — Zytogenetische Untersuchungen an haploiden Pflanzen von *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. 35 (1940). — Gottschewski, G.: Über den Einfluß des Mutteralters auf den Faktorenaustausch im X-Chromosom von *Drosophila pseudoobscura*. Chromosoma 1, 238 (1939). — Grüneberg, H.: The Position effect proved by a spontaneous Reinversion in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. J. Genet. 34, (1937). — Harte, Cornelia: Meiosis und crossing-over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von *Oenothera*. Z. Bot. 38 (1942). — Japha, Brigitte: Die Meiosis von *Oenothera* II. Z. Bot. 34 (1939). — Kodani, M.: The structure of the salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster*. 1. The eu- and heterochromatin. J. Hered. (Am.) 32, 147 (1941). — Ludwig, W.: Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch bei normalem und aberrantem Chromosomenbestand. Leipzig: Georg Thieme 1938. — Beziehungen zwischen Chiasmabildung, Interferenz und Asynapsis bei *Drosophila melanogaster*. Z. Naturw. 93 (1939). — Mather, K.: The determination of position in crossing over. I. *Drosophila melanogaster*. J. Genet. 33 (1936). — Crossing over and heterochromatin in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Genetics (Am.) 24, 413 (1939). — Muller, H. J., D. Raffel, S. M. Gershenson and A. A.

[1] Japha, Brigitte: Z. Bot. 34, 330, 360 (1939).

[2] Z. B. Marquardt (1937).

Prokofyeva-Belgovskaya: A further analysis of loci in the socalled "inert region" of the X-chromosome of *Drosophila*. Genetics (Am.) **22**, 87 (1937). — Oehlkers, Friedrich: Meiosis und Crossing over. Zytogenetische Untersuchungen an *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **78**, 157 (1940). — Pätau, K.: Cytologischer Nachweis einer positiven Interferenz über das Centromer. Chromosoma **2**, H. 1 (1941). — Politzer, O.: Veränderungen der Crossoverhäufigkeit durch Einwirkung von Temperatur und Alter. Z. Vererbungslehre **78**, 129 (1940). Prokofyeva-Belgovskaya, A. A.: The structure of the Y-chromosome in the salivary glands of *Drosophila melanogaster*. Genetics (Am.) **22** (1937). — Cytological mechanism of mosaicism and of chromosome rearrangement. C. r. Acad. Sci. USSR., N. s. **22**, 270 (1939)[1]. — Prokofyeva-Belgovskaya, A. A. and V. V. Khvostova: Distribution of breaks in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. C. r. Acad. Sci. USSR., N. s. **23**, 270 (1939)[1]. — Reck, B.: Untersuchungen über Faktorenaustausch am X-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre **72**, 138 (1937). — Renner, O.: Artbildung in der Gattung *Oenothera*. Naturw. **33**, H. 7 (1940). — Schultz, Jack and Torbjörn Caspersson: Heterochromatic regions and the nucleic acid metabolism of the chromosomes. Arch. exper. Zellforsch. **22**, 650 (1939) . — Straub, Joseph: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VII. Die Abhängigkeit der Chiasmabildung bei *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia* von äußeren Bedingungen. Z. Bot. **32** (1938). — Neuere karyologische Ergebnisse und Probleme. Sammelreferat. (Spiralbau der Chromosomen.) Z. Bot. **33** (1939). — Waddington, C. H.: The physicochemical nature of the chromosome and the gene. Amer. Naturalist **73**, 300 (1939)[1].

[1] Die Arbeit ist dem Verfasser nur aus den „Berichten über die wissenschaftliche Biologie" bekannt.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

ZYTOLOGISCH-GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AN SPALTENDEN OENOTHEREN-BASTARDEN*.

Von

CORNELIA HARTE.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Januar 1948.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 496
B. Material und Methode 498
1. Genetik 498
2. Nomenklatur 499
3. Zytologie 500
4. Statistik 500
C. Darstellung der Spaltungsergebnisse 501
I. *flavens · hHookeri* 502
II. *flavens · hfranciscana* 516
III. *velans · flavens* 531
IV. *gaudens · flavens* 542
V. *flavens-deprimens · stringens* 545
VI. *hHookeri · stringens* 548
VII. *hHookeri-sulfurea · stringens* 558
VIII. *hHookeri · velans* 568
IX. *hHookeri · gaudens* 581
D. Diskussion der Ergebnisse 582
I. Einführung 582
II. Genetische Analyse der *Oenothera*-Komplexe 584
a) Merkmale und Gene 584
b) Die Koppelungsgruppen und die Lokalisierung der Gene 603
c) Die faktorielle Konstitution der Komplexe 607
III. Die Veränderungen der Komplexe als Folge der Bastardierung 608
a) Der Zerfall der Komplexe und das Auftreten der Elterntypen in der Nachkommenschaft 608
b) Die Rekombination der Viererringe 609
c) Das crossing-over 613
d) Veränderungen der crossing-over-Werte durch Bastardierung 620
e) Gonenkonkurrenz 623
IV. Weitere genetische Probleme 626
a) Polymerie 626
b) Multiple Allelie 629
c) Genetik der Anthozyanbildung 630
d) Dominanzwechsel 633
Zusammenfassung 637
Literatur 638

* Habilitationsschrift der Universität Freiburg i. Br.

A. Einleitung.

Nach der Einführung der Gattung *Oenothera* in die Genetik durch DE VRIES wurde schon im ersten Stadium der Bearbeitung die genetische Sonderstellung dieses Objektes erkannt, die auf der konstanten Heterozygotie der meisten Wildarten beruht. Danach beanspruchte die von RENNER geschaffene Komplexanalyse den größten Teil der Forschungsarbeit (seit RENNER 1917). Die hierbei angewendete Arbeitsweise weicht in mehrfacher Hinsicht von den Methoden ab, die bei der Untersuchung der Vererbungserscheinungen an anderen Objekten üblich sind. Bei *Oenothera* liegt das Hauptgewicht auf der genetisch-zytologischen Untersuchung der F_1, der hier schon feststellbaren Spaltungen und besonders auf dem Vergleich voneinander abweichender reziproker Kreuzungen. In der konsequenten Verfolgung des Zieles, die Komplexe, aus denen die Arten aufgebaut sind, durch den Nachweis bezeichnender Merkmale und Gene zu charakterisieren und in ihrem züchterischen Verhalten zu analysieren, wurden von verschiedenen Seiten die großen Fortschritte der *Oenothera*-Genetik erzielt, vor allem von CATCHESIDE, CLELAND, EMERSON, OEHLKERS, RENNER u. a. Diese Untersuchungen führten zur *genetischen* Erklärung der konstanten Heterozygotie durch die Kombination der Wirkung von Letalität, Gonenkonkurrenz und Entwicklungsunfähigkeit bestimmter Gonen in einem Geschlecht. Diese Erscheinungen konnten dabei teilweise auf eine faktorielle Grundlage zurückgeführt werden (RENNER 1915, 1917 und später, MULLER 1918). Ungeklärt blieb dabei anfänglich die Frage, durch welchen Mechanismus die Gene, einschließlich der Letalfaktoren, welche die Komplexe charakterisieren, bei der Keimzellbildung der heterozygoten Arten streng getrennt bleiben und die Vermischung aller oder der Austausch einzelner Gene verhindert wird. Nach der Lösung auch dieses Problems durch den Nachweis des Vorkommens interchromosomaler Koppelung durch CLELAND und OEHLKERS (1930) und der reziproken Translokationen durch CLELAND und BLAKESLEE (1930), womit die *zytologische* Erklärung der Komplexbildung gegeben war, war es eine der wichtigsten Aufgaben, die Zusammensetzung der Komplexe in bezug auf die Anordnungen der Chromosomenenden formelmäßig zu erfassen, um so durch die Feststellung des Translokationstypus die Entstehung der Komplexe aus einer Normalform erklären zu können. (RENNER 1938, CATCHESIDE 1940, CLELAND 1948).

Eine Genanalyse wurde daneben in Angriff genommen. Die Erscheinungen von Koppelung und crossing-over wurden aber, mit Ausnahme einiger Untersuchungen von SHULL (1930 und früher) an *Oe. Lamarckiana*, im wesentlichen nur behandelt, insoweit sie mit den Besonderheiten der Komplexkonstitution in Verbindung standen und z. B. als Koppelungswechsel in Erscheinung traten (RENNER 1928). Gerade auch die neueren Arbeiten von RENNER (1941, 1942) über diese Fragen beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Austausch zwischen Gen und Komplex. Demgegenüber liegen über Koppelung zwischen einzelnen Genen bisher nur wenige Angaben vor mit Ausnahme der mehrfach bearbeiteten Strecke *P–s* (EMERSON, OEHLKERS, RENNER, SHULL). Diese Einseitigkeit der *Oenothera*-Forschung war zunächst notwendig, um die Besonderheiten des Objektes und ihre Ursachen klarzustellen, hatte aber auf die Dauer den Nachteil, daß die Gattung *Oenothera* immer mehr als ein genetisches Ausnahmestück betrachtet wurde, das keine Parallelisierung der Befunde mit den an anderen

Objekten gewonnenen Erkenntnissen erlaubte. Erst recht erschien eine Verallgemeinerung von zunächst nur hier gefundenen Ergebnissen nicht zulässig. Diese Einstellung gegenüber *Oenothera* blieb auch bestehen, nachdem die zuerst aufgefallenen Besonderheiten der Komplexbildung zytologisch und genetisch soweit geklärt waren, daß ihre Einordnung in die allgemeine Genetik ermöglicht wurde.

Bei dieser Lage des *Oenothera*-Problems erschien es notwendig, den endgültigen Anschluß an die übrigen genetisch untersuchten Objekte herzustellen und diejenigen Eigentümlichkeiten der *Oenotheren*, die bisher nicht zu erklären waren, näher zu untersuchen. Das Ziel war dabei, festzustellen, ob die Unterschiede zwischen *Oenothera* und den anderen bisher in die genetische Forschung einbezogenen Objekten so tiefgreifender Natur sind, daß die genetische Sonderstellung weiterhin aufrechterhalten werden muß, oder ob sich für die Befunde an *Oenothera* über das bereits Bekannte hinaus Parallelen an anderen Objekten finden lassen, so daß eine Einordnung möglich ist und Verallgemeinerungen auch von *Oenothera* aus als erlaubt erscheinen. Über den Fragen der Komplexanalyse, durch die das Oenotherenproblem so einfach gelöst wurde, wurde vielfach vergessen, daß die künstlich hergestellten Komplexkombinationen Artbastarde sind, und Schwierigkeiten, die sich hieraus ergeben, dürfen nicht zum *Oenotheren*-Problem gerechnet werden. Sobald für die Analyse der Bastardnachkommenschaften die *Oenotheren* nicht als Komplexheterozygoten, sondern als Artbastarde betrachtet werden, ergibt sich die Möglichkeit, mit den hierfür vorhandenen, wohlbekannten genetischen Methoden an *Oenotheren*-Bastarde heranzugehen. In dem Augenblick, in dem nicht mehr die Vererbung von Eigenschaftskomplexen bearbeitet, sondern die Spaltung einzelner Merkmale verfolgt wird, ist es notwendig, daß F_2-Generationen von möglichst großen Individuenzahlen herangezogen werden, um die Zufälligkeiten der kleinen Zahlen auszuschalten, die bisher die Beantwortung vieler Fragen bei *Oenothera* unsicher machten. Naturgemäß vermindert sich bei dieser Arbeitsweise im Vergleich mit dem bisherigen Vorgehen der Komplexanalyse sogleich die Anzahl der Kreuzungen, die für die Untersuchung einer bestimmten Kombination nötig sind.

Für Untersuchungen über diese Fragestellung besonders geeignet erschienen *Oenotheren*-Bastarde zwischen Komplexen, die sich nur in einer oder wenigen Translokationen unterscheiden, also in der Meiosis der F_1 eine geringe Verkettung der Chromosomen aufweisen und als Folge davon in der F_2 eine reiche Spaltung nach den verschiedensten Merkmalen zeigen. Der Gang der Untersuchungen war damit gegeben. Neben einer Auswertung möglichst vieler Merkmale an der F_2 von spaltenden *Oenotheren*-Bastarden waren die Ergebnisse an weiteren F_3-Aufzuchten zu kontrollieren und durch Rückkreuzung die Zugehörigkeit der einzelnen Allele der gefundenen Gene zu den für die Kreuzung verwendeten Komplexen festzustellen. Parallel damit sollte durch Bestimmung des Verhältnisses zwischen Elternkombinationen und Neukombinationen von je zwei Merkmalen die Frage nach freier Spaltung oder Koppelung für die betreffenden Gene angegangen werden, um hierdurch die Aufstellung von Koppelungsgruppen zu ermöglichen. Durch gleichzeitige Bestimmung der Konfiguration einer größeren Anzahl von F_2-Pflanzen sollte dann die Rekombination der Viererringe geprüft werden. Der Zweck dieser Untersuchungen ist,

durch Behandlung des Translokationspunktes als „Locus", d. h. bestimmte Stelle eines genau definierten Chromosoms, die Koppelungen zwischen diesem und den Genen festzustellen und ihn damit jeweils einer bestimmten Koppelungsgruppe einzufügen. Dieses Verfahren erlaubt dann, die betreffende Koppelungsgruppe einem bestimmten Chromosomenring zuzuordnen, womit die genauere Lokalisierung der Gene möglich ist. Die beschriebenen Untersuchungen mußten weiter an verschiedenen Bastarden durchgeführt werden, um durch den Vergleich der Ergebnisse diese weiter zu sichern und durch Einbeziehung des Koppelungswechsels in die Untersuchung die Lokalisierung der Gene noch genauer durchzuführen sowie die Erscheinungen von Koppelung und crossing-over bei *Oenothera* näher zu betrachten. Außerdem versprach der Vergleich mehrerer Kreuzungen Aufschlüsse über die Fragen der multiplen Allelie, Polymerie und Dominanz, soweit sie bisher bei *Oenothera* noch nicht bearbeitet wurden.

B. Material und Methode.

1. Genetik. Das Ausgangsmaterial für die Untersuchungen stammt aus den Kulturen des Freiburger Botanischen Institutes. Die reinen Arten sowie einige Kreuzungen, die ursprünglich mit anderer Absicht hergestellt waren, wurden von Herrn Prof. OEHLKERS aus seinem Samenmaterial zur Verfügung gestellt (im folgenden mit * bezeichnet). Die meisten Kreuzungen wurden jedoch selber ausgeführt. Zur Verwendung kamen die folgenden Arten und von diesen insbesondere die genannten Komplexe:

* 1.	*Oe. Hookeri* DE VRIES, großblütig, gelb und *sulfurea*	*^{h}Hookeri.*
* 2.	*Oe. franciscana* DE VRIES	*^{h}franciscana.*
* 3.	*Oe. suaveolens sulfurea* und gelbblütig	*flavens.*
* 4.	*Oe. strigosa*	*stringens.*
* 5.	*Oe Lamarckiana* DE VRIES und RENNER	*velans* und *gaudens.*
* 6.	*Oe Lamarckiana brevistylis* Freiburg	*velans.*
7.	*Oe. Lamarckiana brevistylis* Jena	*velans* (von Prof. RENNER).

Aus diesen wurden die F_1-Bastarde der folgenden Konstitution hergestellt:

* 1. *Oe. (suaveolens sulfurea × Hookeri) flavens · ^{h}Hookeri.*
* 2. *Oe (suaveolens sulfurea × franciscana* DE VRIES*) flavens · ^{h}franciscana.*
3. *Oe. (Lamarckiana* RENNER *× suaveolens sulfurea) velans · flavens* und *gaudens. flavens.*
* 4. *Oe. (suaveolens sulfurea × Lamarckiana* RENNER*) flavens · velans.*
* 5. *Oe. (suaveolens sulfurea × Lamarckiana* DE VRIES*) flavens · gaudens.*
6. *Oe. [(strigosa × suaveolens sulfures) depr mens · flavens × strigosa] flavens · stringens.*
7. *Oe (Hookeri × strigosa) ^{h}Hookeri · stringens.*
8. *Oe. (Hookeri sulfurea × strigosa) ^{h}Hookeri · stringens.*
* 9. *Oe. (Hookeri sulfurea × Lamarckiana brevistylis* Freiburg*) ^{h}Hookeri · velans.*
*10. *Oe. (Hookeri × Lamarckiana* DE VRIES*) ^{h}Hookeri · velans* und *^{h}Hookeri · gaudens.*

Diese Bastarde wurden geselbstet (F_2) und mit den Elternkomplexen rückgekreuzt. Hierbei wurde der Bastard stets als ♀-Elter benutzt (F_1♀R) und für Selbstung und Rückkreuzungen die gleiche F_1-Pflanze verwendet. Einzelne Pflanzen der F_2 wurden zur weiteren Untersuchung nochmals geselbstet (F_3) oder rückgekreuzt (F_2♀R). In einzelnen Fällen wurden die Rückkreuzungen der F_1 durch mehrere Generationen hindurch fortgesetzt (F_1♀RR). Die mit den einzelnen Komplexkombinationen weiter ausgeführten Kreuzungen werden jeweils bei der Besprechung der Ergebnisse angegeben.

Die Aufzucht erfolgte in der üblichen Weise im Gewächshaus und auf dem Versuchsfeld des Botanischen Gartens. Infolge ungünstiger Kulturbedingungen waren auf dem Feld bei einigen Aufzuchten größere Ausfälle zu verzeichnen, die aber das Gesamtergebnis nicht beeinflußten. Die meisten der angeführten Bastarde sind heterozygot für $s / +^{s}$. Um die Konkurrenz zwischen den *s*- und $+^{s}$-Pollenschläuchen, mit der hier zu rechnen ist, auszu-

schalten, hätten spärliche Bestäubungen vorgenommen werden müssen. Bei der Ausführung der Selbstungen lag aber zunächst nicht die Absicht einer genauen Genanalyse vor, es wurde daher in der üblichen Weise bestäubt. In den betreffenden F_2-Aufzuchten macht sich der Ausfall an *s* / *s*-Homozygoten stark bemerkbar, und als Folge davon sind auch alle mit *s* gekoppelten Gene von dieser Verschiebung der Spaltungszahlen mit betroffen. Die Auswertung der Ergebnisse wird hierdurch zwar erschwert, aber nicht unmöglich gemacht. Hierauf wird bei der Einzelbesprechung jeweils hingewiesen werden. Merkmale, die nur an jungen Pflanzen oder Rosetten zu erkennen sind, wie Färbung, Fleckung und Form der Rosettenblätter, rote Blattränder usw., wurden im allgemeinen nicht ausgezählt, da es hier weniger auf die Feststellung von Einzelspaltungen als auf die Rekombination der Merkmale untereinander und mit den Viererringen ankam. Dieser Vorsatz wäre durch das Auswerten ungleichzeitig auftretender Merkmale erschwert worden.

Zu Beginn der Blütezeit wurden innerhalb jeder Aufzucht die einzelnen Pflanzen durchnumeriert und jede 5., teilweise auch nur jede 10. mit einem Etikett mit Nummer versehen, so daß jede Pflanze leicht mehrmals wiederzufinden war. Die Auswertung erfolgte in der Weise, daß zunächst durch wiederholte Kontrollen am Gesamtbild der Aufzucht festgestellt wurde, welche Merkmale bei allen Pflanzen gleich ausgebildet waren und für welche eine Spaltung auftrat. In bezug auf die letzteren wurde jede Pflanze kontrolliert und das Ergebnis in eine mit der entsprechenden Nummer versehene Zeile des Protokollblattes eingetragen. Um eine schnelle Auszählung einer großen Anzahl von Pflanzen nach möglichst vielen Merkmalen durchführen zu können, wurde dabei nach folgendem System verfahren: Am Kopf des Protokollblattes wurden die spaltenden Merkmale aufgeschrieben und darunter für jede Pflanze in einer Zeile neben der Nummer durch entsprechende Zeichen der Phänotyp der Pflanze festgehalten. Die letzte Spalte blieb frei für die Konfiguration.

Protokollbeispiel

Nr.	Wuchs hoch + Zwerg −	Stengel getupft + ungetupft −	Hypanthium rot + hellrot m grün −	Blüte groß gr mittel m klein kl
1	−	+	−	gr
2	+	+	m	kl
3	+	−	−	gr

Die Pflanze Nr. 1 war also zwergwüchsig, mit getupftem Stengel, grünem Hypanthium, großer Blüte usw. Auf diese Weise war auch nach dem Abblühen noch genau feststellbar, wie die einzelnen Pflanzen ausgesehen hatten. Die eigentliche Auszählung und Auswertung der Einzelspaltungen und der Rekombination der Merkmale erfolgte später an Hand der Protokollblätter, nachdem durch eine zytologische Untersuchung die Chromosomenkonfiguration der Pflanzen bestimmt und eingetragen war.

Zu den Tabellen im Text ist noch folgendes zu bemerken: Wenn ein Merkmal an einer Pflanze nicht eindeutig erkannt werden konnte, wurde dies in die Protokolle als „unbestimmbar" eingetragen (z. B. konnte die Gipfelform, die Knospenfarbe, die Blütengröße u. a. an weit abgeblühten Pflanzen nicht mehr mit Sicherheit bestimmt werden). Hierdurch ist die Anzahl der Pflanzen, an denen ein Merkmal oder die Kombination zweier Merkmale ausgezählt wurde, meist geringer als die Gesamtzahl der Pflanzen der betreffenden Aufzucht. Diese Klasse der „Unbestimmten" wurde nicht in den Tabellen aufgeführt, um diese nicht zu umfangreich und unübersichtlich werden zu lassen. Ihre Anzahl ergibt sich aber ohne weiteres aus der Differenz zwischen den in der betreffenden Tabelle aufgeführten Pflanzen und der jeweils genannten Gesamtzahl.

2. Nomenklatur. Die Benennung der Gene von *Oenothera* und die Verwendung der Symbole stand bisher im Gegensatz zu den internationalen Regeln (Knapp 1941). Um hier eine Angleichung vorzunehmen, gleichzeitig aber eine Umbenennung zu vermeiden, wurde bei den bereits von anderen Autoren früher benannten Genen das Symbol auf das Allel bezogen, dessen Phänotyp der Name entspricht, und für das andere Allel das Zeichen + verwendet. Die Neubenennung von Genen erfolgt bei anderen Objekten so, daß durch den Namen das vom Normaltypus abweichende Allel bezeichnet wird. Für *Oenothera* ist bisher noch kein solcher Normaltyp eingeführt. Es wurde daher so vorgegangen, daß das Allel mit der weitesten Verbreitung im untersuchten Material als „normal" angesehen wurde und die

Benennung nach dem selteneren Allel erfolgte. In den Fällen, in denen die Verbreitung eines Allels nicht ohne weiteres deutlich ist, wurde das rezessive Allel benannt und die Abkürzung des Namens als Symbol für das Gen eingeführt. Unmöglich ist eine Entscheidung darüber, ob der Name sich auf das dominante oder rezessive Allel bezieht, bei den *Co*-Allelen *(corolla)*, so daß hier die eingebürgerten Symbole *Co* (kleine Blüten) und *co* (große Blüten) beibehalten wurden. In allen anderen Fällen wurde das Symbol groß geschrieben, wenn das benannte Allel dominant ist, klein dagegen für vorwiegend rezessive Allele. Die meisten Gene wurden neu benannt. Soweit die Bezeichnungen von anderen Autoren übernommen wurden, ist dies jeweils bei der ersten Erwähnung angegeben.

3. Zytologie. Um die Spaltung der Merkmale im Zusammenhang mit der Rekombination der Viererringe zu untersuchen, wurden von einer größeren Anzahl von Pflanzen jeder Aufzucht junge Blütenknospen fixiert. Zu Beginn der Blütezeit wurde mit den Fixierungen begonnen, und zwar morgens von etwa 7—11 Uhr. Zu dieser Zeit werden mit ziemlicher Sicherheit bei fast allen Pflanzen eine oder mehrere Knospen mit geeigneten PMZ gefunden. Bei der großen Anzahl der aufgezogenen Pflanzen konnten nicht von allen Konfigurationsbestimmungen vorgenommen werden. Um jede Selektion zu vermeiden, wurden die zu untersuchenden Pflanzen zu etwa gleichen Teilen von Anfang, Mitte und Ende jedes Aufzuchtbeetes entnommen. Jede Selektion etwa nach besonders kräftigen Pflanzen oder Frühblühern, oder Pflanzen mit vielen Knospen, wurde vermieden, sondern innerhalb der gewählten Gruppen von jeder Pflanze gesondert Knospen fixiert. Durch Verwendung numerierter Fixiergläschen war es möglich, die Chromosomenkonfiguration jeder Pflanze nach der zytologischen Untersuchung an der entsprechenden Stelle in die Protokollblätter nachzutragen. Als Fixiergemisch wurde Alkoholeisessig 2 : 1 verwendet, Verarbeitung als Quetschpräparate nach Färbung mit Eisenkarmin (MARQUARDT 1937). Bei einiger Übung können mit dieser Methode bis zu 40 Konfigurationsbestimmungen täglich durchgeführt werden. Nur so war es möglich, die für eine Parallelisierung der zytologischen und genetischen Ergebnisse notwendige große Anzahl von über 1000 Pflanzen zu untersuchen. Die Konfiguration wurde, wenn irgend möglich, nach Diakinesebildern bestimmt. Nur ausnahmsweise, wenn dieses Stadium in keiner Anthere der betreffenden Fixierung zu finden war, wurden Metaphasen herangezogen. Das Ergebnis wurde stets gezeichnet und an mehreren Zellen kontrolliert. Nur ganz klare, übersichtliche Bilder, in denen alle Chromosomen und ihre Verkettungsverhältnisse eindeutig festzustellen waren, kamen zur Verwendung. Fanden sich keine Diakinesen oder Metaphasen von der geforderten Deutlichkeit, so wurde auch dies im Protokoll vermerkt.

Optik: Binokulares Stativ Seibert, Periskopokulare 10× Zeiß, Hom. Ölimmersion 100× Leitz.

4. Statistik. Die statistische Auswertung der Versuchsergebnisse erfolgte nach verschiedenen Methoden. Die Prüfung der Übereinstimmung einer gefundenen Spaltung mit der Erwartung erfolgte nach der χ^2-Methode von FISHER (1938). Bei einer großen Anzahl von Nachkommenschaften sind mehr oder weniger starke Störungen der Spaltungen vorhanden durch verschiedene Ursachen, wie Gonenkonkurrenz, Zygotenletalität und ähnliches, wobei im einzelnen noch Komplikationen durch Polymerie fast aller Merkmale hinzutreten. In diesen Fällen stehen zur Prüfung einer Einzelspaltung keine theoretischen Werte zur Verfügung. Eine statistische Untersuchung über die Anzahl der an der Ausgestaltung eines Merkmals beteiligten Gene ist daher unmöglich. Hier kann man aber durch Vergleich der Spaltungen mehrerer Komplexkombinationen untereinander und mit gesicherten Ergebnissen anderer Kreuzungen doch zu einer Aussage gelangen.

Die Prüfung der Rekombination zweier Merkmale auf freie Spaltung oder Koppelung erfolgte bei ungestörten Einzelspaltungen ebenfalls durch Vergleich mit den theoretischen Zahlen nach dem χ^2-Test. Nach dem Vorschlag von LUDWIG wurde bei P-Werten unter 0,05 auf Koppelung erkannt (LUDWIG 1938). Für die Berechnung des crossing-over-Wertes wurden die Tabellen von IMMER (1936) benutzt. Beim Vorliegen von gestörten Einzelspaltungen können diese Formeln nicht verwendet werden.

Um hier trotzdem eine statistische Auswertung möglich zu machen, wurde die Korrelationsrechnung zu Hilfe genommen. Der Korrelationskoeffizient r ist ein Kriterium für das Vorliegen einer Beziehung im Auftreten zweier Merkmale. Die Berechnung von r und f erfolgte nach den Formeln bei RINGLEB (1938). Wenn der Wert P, berechnet aus r, f und der Tabelle für die Normalverteilung (aus FISHER 1938), kleiner als 0,05 ist, kann das Bestehen

einer Abhängigkeit in der Rekombination der untersuchten Merkmale als möglich angesehen werden. Die nähere Untersuchung muß dann ergeben, ob Pleiotropie eines Gens oder Koppelung zweier Gene als Ursache für die Störung angesehen werden muß. Da nach FISHER die Benutzung der Formel $r \pm f$ zu ungenauen Ergebnissen führt, wurden unter Benutzung der FISHERschen Tabellen die r-Werte in z umgerechnet und hiermit die statistische Sicherung nach der Formel $z = \sqrt{n-3}$ geprüft. Die P-Werte änderten sich hierdurch kaum gegenüber dem ersten Vorgehen, so daß die z-Werte nicht in die Tabellen aufgenommen wurden. Im Laufe der Arbeit wurde festgestellt, daß im vorliegenden Fall, da qualitative Unterschiede vorhanden sind, die sich nicht in Zahlenwerten ausdrücken lassen, die Verwendung des PEARSONschen Kontingenzmaßes oder der Maximalkorrelation korrekter gewesen wäre (GEBELEIN 1943). Für die fast immer vorliegenden 2×2-Tafeln sind jedoch alle diese Korrelationswerte gleich, für die übrigen Fälle ergeben sich äußerst geringe Abweichungen, wie Stichproben zeigten, so daß die Ergebnisse hiervon in keiner Weise berührt werden. In den Fällen, in denen Pleiotropie eines Gens berücksichtigt werden muß, wäre die Berechnung der Partialkorrelationen angebracht gewesen. Hierauf mußte verzichtet werden, weil damit die rechnerische Arbeit sich ins Ungemessene gesteigert hätte. Wenn wegen sehr starker Unregelmäßigkeit der Verteilung eines der untersuchten Merkmale die Berechnung des Korrelationskoeffizienten nicht zulässig war, wurde die Zufälligkeit der Rekombination nach dem Homogenitätstest geprüft. Auch hier wurde bei Werten für $P < 0{,}05$ auf das Vorliegen einer Störung der zufallsgemäßen Rekombinationen geschlossen und die Möglichkeit einer Koppelung untersucht. Eine ausführliche Darstellung der Methode und ihrer Anwendungsmöglichkeiten erfolgt an anderer Stelle (HARTE 1948).

C. Darstellung der Spaltungsergebnisse.

Im folgenden sollen für jede der einzelnen Komplexkombinationen zunächst die F_1 besprochen, dann die Einzelspaltungen der F_2 und anschließend die Rekombination der Merkmale untereinander in der F_2 geprüft werden. Anschließend werden als Ergänzung zu diesen Befunden die Rückkreuzungen und die F_3-Generationen betrachtet. Die Untersuchung der Merkmalsspaltung ergibt dabei die Grundlage für die Genanalyse, die Bearbeitung der Korrelationen zwischen den Merkmalen ermöglicht danach die Aufstellung von Koppelungsgruppen. Bei der Beschreibung der Spaltungen ergibt sich dabei eine Schwierigkeit, auf die gleich hier hingewiesen werden soll: die Besonderheiten des Materials bringen es mit sich, daß in sehr vielen Fällen zwar eine deutliche Spaltung eintritt, ohne daß die ihr zugrunde liegenden Gene erfaßt werden können. Die Darstellung muß also von der Variabilität der Eigenschaften ausgehen und von hier aus dort, wo dies möglich ist, Rückschlüsse auf die Gene ziehen, im Gegensatz zu der sonst üblichen Gewohnheit, die Gene in den Vordergrund zu stellen und die Differenzen in der Merkmalsausprägung auf die Wirkung der Allele zurückzuführen.

Die mehr theoretischen Betrachtungen, die nicht direkt zum Verständnis der Spaltungen notwendig sind, sondern sich erst aus diesen entwickeln, werden im zweiten Teil der Arbeit zusammenfassend dargestellt. Hierher gehört auch die genaue Beschreibung der Wirkungsweise der Gene, die erst nach Kenntnis aller Spaltungen möglich ist, auf die aber schon hier verwiesen werden soll.

An dieser Stelle ist eine Überlegung einzuschalten, die die Grundlagen für die folgenden Untersuchungen bildet. Die *Oenotheren*-Komplexe unterscheiden sich in reziproken Translokationen zwischen den Chromosomen. Bei den für die Kreuzungen verwendeten Komplexen ist es bekannt, welche Chromosomen jeweils transloziert sind. Aus den Chromosomenformeln lassen sich die Chromosomenenden bestimmen, die an der Bildung der in der F_1

vorhandenen Chromosomenringe beteiligt sind. Der Translokationspunkt, an dem die Homologie der paarenden Chromosomen in der Meiosis wechselt, ist also eine genau definierte Stelle auf einem bekannten Chromosom. Er kann daher ebenso als Locus behandelt werden wie jede andere durch ein Gen definierte Stelle eines Chromosoms. Genau so, wie es möglich ist, die Rekombination der Allele eines Gens zu verfolgen, kann auch die Spaltung des Ringes untersucht werden durch Bestimmung der Chromosomenkonfiguration der Nachkommenschaft (F_2 und F_1R). In gleicher Weise läßt sich auch die Rekombination zwischen der Konfiguration und anderen Merkmalen untersuchen, woraus dann Rückschlüsse über Koppelung zwischen Translokationspunkt und dem betreffenden Gen möglich sind. Damit ist die Lagebestimmung der untersuchten Gene auf den Chromosomen möglich. Auf die weiteren Grundlagen wird in einem späteren Abschnitt über die Rekombination der Viererringe noch näher eingegangen werden. Hier sollen nur diese Punkte erwähnt werden, um durch Klarstellung der Grundsätze das Verständnis der folgenden Untersuchungen zu ermöglichen.

I. flavens · hHookeri.

a) Allgemeines. Die F_1 wurde gewonnen aus der Kreuzung *Oe. suaveolens sulfurea* × *Hookeri*, enthält also die Komplexe *flavens* und *hHookeri* im *suaveolens*-Plasma. Die F_1-Pflanzen sind kräftig, hochwüchsig, mit spitzem Gipfel. Im Vergleich mit den Eltern ist auffallend, daß die Pflanzen, bis auf die roten Tupfen an den Haarbasen und gelegentlichen kleinen blaßroten Flecken an der Basis der Kelchblätter, an allen Teilen grün sind. Die rote Färbung von Stengelepidermis, Knospen, Hypanthium und Kapsel erweist sich demnach als rezessiv gegenüber dem Grün von *flavens*, während der Tupfenfaktor dominant ist. Die F_1 *flavens · hHookeri* besitzt die Konfiguration 4 2 2 2 2 2. Der Viererring umfaßt die *Hookeri*-Chromosomen 1 · 2, 3 · 4 und die *flavens*-Chromosomen 1 · 4, 2 · 3. Es sind 6 Chromosomengruppen vorhanden, denen genetisch 6 Koppelungsgruppen entsprechen sollten. Für die Untersuchung der Nachkommenschaft standen die folgenden Kreuzungen zur Verfügung:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
*1940/23	*Oe. (suaveolens sulfurea × Hookeri) flavens · hHookeri*	F_1	1942
1942/225	*Oe. flavens · hHookeri*/selbst (aus 40/23)	F_2	1943
1942/226	*Oe. flavens · hHookeri × suaveolens sulfurea* (aus 40/23)	$F_1 ♀ R$	1943
1942/227	*Oe. flavens · hHookeri × Hookeri* (aus 40/23)	$F_1 ♀ R$	1943
1943/168	*Oe. flavens · hHookeri* F_2, schmalblättrige Pflanze Nr. 247, selbst (aus 42/225)	F_3	1944
1943/169	*Oe. flavens · hHookeri* F_2, schmalblättrige Pflanze Nr. 277, selbst (aus 42/225)	F_3	1944

b) Die Spaltung der einzelnen Merkmale in der F_2. In der Selbstung ist als erstes eine Spaltung nach *let* // $+^{let}$ zu erwarten, bei der $^1/_4$ *let*/*let*-Homozygoten als taube Samen entstehen. Gefunden wurden 25,2% unter 900 Samen. Von den 632 gekeimten Samen wurden alle pikiert und 589 ausgepflanzt. Wesentliche Ausfälle an jungen Rosetten traten nicht ein. Die blühenden Pflanzen der F_2 zeigen eine reiche Verschiedenheit der Merkmale, von denen aber die wenigsten quantitativ erfaßt werden können. Die Fälle, für die sich die verschiedenen Ausbildungen in Klassen einordnen lassen und eine Auszählung ermöglichen, sollen im folgenden besprochen werden.

Rosettenfärbung (erube cens). Wenige Tage nach dem Auspflanzen zeigte ein Teil der Rosetten Rotfärbung der Blätter durch Anthozyanbildung, während die übrigen gelblichgrün blieben. Gezählt wurden 269 grüne und 320 rote Rosetten. Nähere Aufschlüsse geben die Rückkreuzungen.

Verkümmerung des Hauptsprosses (anomala). Die Wuchsform mancher Pflanzen zeigt eine auffallende Eigentümlichkeit: der Hauptsproß bildet keine Blüten aus und beendet

sein Wachstum zu Beginn der Blütezeit mit einer kleinen Blattrosette, die dadurch entsteht, daß mehrere Internodien gestaucht sind. Seltener entwickelt er einige Blüten und verkümmert dann an der Spitze in der gleichen Weise, nur sind die Blätter der Rosette dann klein und von der Form der Brakteen (vgl. BAERECKE 1942). Im ganzen waren 40 Pflanzen mit verkümmertem Hauptsproß vorhanden, gegenüber 485 normalen.

Wellung der Brakteen (undulata). Die *anomala*-Pflanzen haben fast immer noch eine weitere auffallende Eigenschaft. Die Blattfläche ist relativ stärker entwickelt als die Länge der Mittelrippe, wodurch die Brakteen und Laubblätter deutlich gewellt sind. Dieses Merkmal tritt auch bei einer Reihe von Pflanzen (46) auf, die einen normal entwickelten Hauptsproß haben, oft aber an Seitenzweigen die typische Verkümmerung aufweisen. Die Spaltungen für beide Merkmale weichen von einem monohybriden Spaltungsverhältnis 3 : 1 ab, eine genauere Besprechung ist erst im Zusammenhang mit den Ergebnissen der übrigen Komplexkombinationen möglich.

Für die Lokalisation der Gene *anomala* und *undulata* ergeben sich aus dem Vergleich mit anderen Kreuzungen einige Anhaltspunkte. Die Rückkreuzung zeigt (in Übereinstimmung mit BAERECKE), daß das Allel für verkümmerten Hauptsproß aus *flavens* stammt. In der Nachkommenschaft von *flavens · stringens*, wo es in F_1 ebenfalls heterozygot enthalten sein muß, tritt es nicht auf. Es ist hier also mit dem Letalfaktor gekoppelt, wodurch die Homozygoten ausfallen. Crossing-over wurde nicht beobachtet (vgl. HARTE 1942). Für die Lokalisation kommt also nur eines der Chromosomen in Frage, das in *flavens · stringens* den Viererring bildet, der let_{fl} enthält, nämlich 13·14 oder 5·6.

Wuchshöhe. Die Wuchshöhe der Pflanzen mit normalem Sproß ist sehr verschieden. Es kommen ziemlich niedrige, buschige Pflanzen vor, die den aus anderen *flavens*-Kreuzungen bekannten Zwergen, die durch das Gen *nana* bedingt werden, sehr ähneln (Beschreibung bei OEHLKERS 1926, benannt von RENNER 1942). Daneben stehen andere, von den ersten schwer zu unterscheidende Pflanzen, die in der Wuchshöhe etwa gleich, im Verzweigungstyp aber anders sind und weniger kürzere Seitenzweige, dafür aber mehr Rosettenzweige bilden. Zwischen diesen Extremformen und zu normalen, sehr hohen Pflanzen sind alle Übergänge vorhanden. Die Wuchsform, Verzweigungsform und Wuchshöhe werden anscheinend durch mehrere komplementär wirkende Faktoren bestimmt, mit großer phänotypischer Variationsbreite der einzelnen Genotypen, wodurch eine genaue Auswertung dieser Spaltungen unmöglich gemacht wird. Eine Einordnung in die Klassen „hochwüchsig" und „niederwüchsig, meist Zwergtyp" wurde versucht, ergab aber keine brauchbaren Resultate, da bei zu vielen Pflanzen die Klassifizierung auf Schwierigkeiten stieß.

Blattfärbung. Die gleiche Unsicherheit ergab sich bei der Auswertung der Blattfärbung. Im Gesamtbild der Aufzucht fiel deutlich die Verschiedenheit der Blattfarbe bei den einzelnen Pflanzen auf, die zwischen hell gelblichgrün und dunkler blaugrün wechselte, die Einordnung einer Pflanze in eine bestimmte Klasse ist aber durch die fließenden Übergänge unmöglich.

Blütengröße. Die gleiche Schwierigkeit tritt auch auf bei den übrigen quantitativen Merkmalen, wie Blattbreite und Blütengröße. Die Extreme sind deutlich verschieden, aber dazwischen sind alle möglichen Übergänge vorhanden. Besonders ausgeprägt ist dies bei der Blütengröße. Eindeutig bestimmbar sind die sehr kleinen Blüten (gemessen als Stichproben 22×17 mm bis 26×23 mm), die Grenze zu den mittelgroßen Blüten ist scharf. Dann aber sind alle Zwischenformen zwischen mittelgroß und sehr groß (von *suaveolens* bis *Hookeri*-Größe, bzw. von 35×27 mm bis 47×37 mm) vorhanden. Deshalb wurde auf eine genaue Klassifizierung verzichtet und nur die 184 extrem kleinblütigen den 346 großblütigen gegenübergestellt, wobei also die letztere Klasse viele Phänotypen umfaßt. Von den Genen, die die Blütengröße beeinflussen, sind 2 ihrer Herkunft nach bekannt, nämlich der „*Suppressor*" aus *flavens* (EMERSON und STURTEVANT 1934) und die *co*-Allele. Das Überwiegen der Großblütigen trotz der Dominanz des Allels *Co* für Kleinblütigkeit zeigt die Anwesenheit von *Su* an (LANGENDORFF 1929). Die Konstitution der F_1 ist: *flavens* $SuCo-{}^{h}Hookeri + {}^{Su}co$. Außer diesen müssen noch andere Gene wirksam werden, denn die Mannigfaltigkeit der Phänotypen läßt sich nicht durch eine bifaktorielle Spaltung erklären.

Blattbreite und -form. Bei Betrachtung der Blattbreite sind zunächst Pflanzen mit extrem breiten Blättern auffallend (45 Pfl.). Die Mittelformen, mit sehr großer Variationsbreite, müssen zusammengefaßt werden (300 Pfl.). Unter den Schmalblättrigen sind drei Formen zu unterscheiden: *Hookeri*-Blattform bei 63 Pflanzen, *flavens*-Form (größte Breite dicht über dem Blattansatz, im unteren Drittel des Blattes, zur Spitze langsam verschmälert) bei 84 Pflanzen und eine Mittelform bei 43 Pflanzen. Das Gen, das die Spaltung nach der Blattform unter den Schmalblättrigen bedingt, ist *linearifolia* = gleichmäßige breite, an beiden Enden zugespitzte Blätter. Die Breite der Brakteen variiert ebenfalls, wurde aber nicht ausgezählt.

Brakteenlänge. Die Brakteenlänge ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. An jungen Infloreszenzen sind 2 Typen zu unterscheiden. Bei dem einen sind die Brakteen kaum so lang

Abb. 1 a u. b.

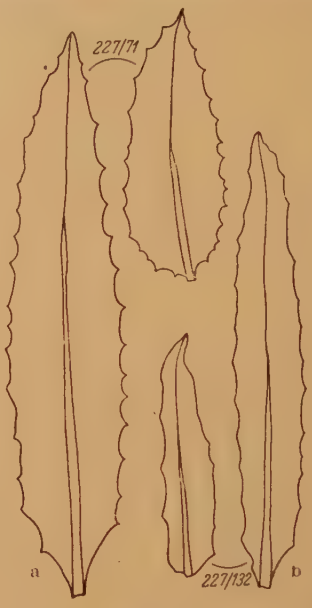


Abb. 2 a u. b.

Abb. 1 a u. b. Blattform der schmalblättrigen Pflanzen. 42/225 *flavens* · ^{h}*Hookeri* F_3. a Pflanze Nr. 277, Blätter extrem schmal, glattrandig, *Hookeri*-Form, sehr kleine Blüte (Kronblattumriß); b Pflanze Nr. 531, Blätter schwach gezähnt, schmal, Mittelform, je Laubblatt von der Stengelbasis und Braktee aus der Mitte der Infloreszenz.

Abb. 2 a u. b. Blattzähnung. 42/227 *flavens* · ^{h}*Hookeri* × *flavens*. a Pflanze Nr. 71 schmalblättrig, stark gezähnt · b Pflanze Nr. 132, extrem schmalblättrig, schwach gezähnt, je Laubblatt vom unteren Teil des Stengels und Braktee aus der Mitte der Infloreszenz. Alle Abbildungen $^{1}/_{3}$ nat. Größe.

wie die Knospen, so daß deren Spitzen etwas hervortreten. Bei dem anderen Typus sind die Brakteen wesentlich länger, so daß am Gipfel die Knospen kaum sichtbar sind. Die Ausbildung dieses Merkmals ist nicht abhängig von der Form und Größe der Knospen, der Kelchblattspitzen oder des Gipfels. Gegen Ende der Blütezeit wird die Auszählung etwas unsicher, wie bei allen Gipfelmerkmalen. Gezählt wurden 247 Pflanzen mit langen und 248 mit kurzen Brakteen. Aus der Korrelationsuntersuchung ergibt sich, daß hier 2 Gene einwirken: *Brevicoma* = kurzschopfig und *tecta* = knospenbedeckend.

Blattzähnung. Die Blattzähnung spaltet nach 225 Pflanzen mit fast glatten Blatträndern und 310 Pflanzen mit deutlich gezähnten Blättern. Besonders in der letzten Gruppe sind auch hier Mittelformen vorhanden, eine Einordnung in die Klassen gelingt aber fast immer, da die Unterschiede zu den ungezähnten Blättern auffallend sind. Eine Übersicht über die Extremtypen geben die Abb. 1 und 2 *(dentata* = gezähnt).

Kelchblattspitzen. Die Ausgestaltung der Kelchblattspitzen und damit die Knospenform läßt 3 Typen unterscheiden: Lange, dünne Spitzen *(flava*-ähnlich) und damit spitze Knospen, bei 121 Pflanzen; Mittelform bei 257 Pflanzen, und kurze, dicke Spitzen, infolgedessen stumpfe Knospen *(Hookeri*-ähnlich) bei 153 Pflanzen. Diese Zahlen kommen einer intermediären, unifaktoriellen Spaltung 1:2:1 nahe. So einfach können die Verhältnisse

hier aber nicht liegen, da die Rückkreuzung mit *Oe. Hookeri* ebenfalls alle drei Formen ergibt und der Spitzkelchfaktor mit *let*$_l$ gekoppelt ist. Es muß also eine Vererbung durch mehrere Gene vorliegen, bei der die Dominanzverhältnisse so sind, daß bei alleiniger Betrachtung der F_2 eine monohybride Spaltung vorgetäuscht wird (vgl. Rückkreuzung).

Gipfelform (*deplanata*, Harte 1942). Der Gipfel des Hauptsprosses (und entsprechend auch der Seitenzweige) ist entweder spitz zulaufend, mit hochgestellten, den Knospen eng anliegenden Brakteen (240 Pflanzen) ($+^d$ / $-^{de}$ und $+^d$/*de*) oder breit, abgeflacht erscheinend dadurch, daß die Brakteen sich nach außen biegen und die Knospen sichtbar werden (*de*/*de*) (235 Pflanzen). 60 Pflanzen waren schon zu weit abgeblüht, so daß eine genaue Bestimmung der Gipfelform nicht mehr möglich war. Aus *flavens* · *stringens* ist dieses Merkmal als unifaktoriell spaltend bekannt. Die Abweichung von der Erwartung 1:3 durch den Überschuß an rezessiven *de*/*de* ist so groß, daß ein Verhältnis von fast 1:1 entsteht. Hier müssen also andere Einflüsse wirksam sein, durch die die Spaltungszahlen verschoben werden.

Blütenfarbe (*sulfurea*, Renner 1917). Die Blütenfarbe ist gelb (493 Pflanzen) oder *sulfurea* (42 Pflanzen). Es ergibt sich eine gesicherte Abweichung von 3:1 durch zu geringe Anzahl der *sulfurea*-Pflanzen. Die Auswirkung der bekannten Pollenschlauchkonkurrenz ist also erheblich.

Stengeltupfung (*Punctata*, Renner 1917). Die rote Stengeltupfung tritt immer zusammen mit gelben Blüten auf, und entsprechend ungetupfte Stengel mit *sulfurea*-Blüten. Nur 1 Austauschindividuum getupft-*sulfurea* ist vorhanden. Entsprechend der zu geringen Anzahl *sulfurea*-Pflanzen sind daher auch zu wenig Ungetupfte vorhanden (494:41).

Stengelfärbung (*rubricaulis*). Außer der Stengeltupfung treten noch eine Reihe anderer Anthozyanmerkmale auf, die nur an den getupften Pflanzen sichtbar werden und deren Spaltungsverhältnisse meist vollkommen unübersichtlich sind. Ein einigermaßen klares Verhältnis ergibt sich nur für die Färbung des Stengels. Die Stengelepidermis ist grün bei 357 Pflanzen und bei 137 Pflanzen dunkelrot gefärbt wie bei der *Oe. Hookeri*. Für 3:1 ist $P = 0{,}2—0{,}1$; die Übereinstimmung mit der Erwartung ist noch möglich.

Knospenfärbung. Die Knospenfärbung variiert von ganz dunkelrot (*Hookeri*-Phänotyp) zu ganz grün mit kleinen roten Tupfen und manchmal mit sehr schwachen kleinen roten Flecken an der Basis der Kelchblätter an einigen Knospen der Pflanze (Phänotyp der F_1). Dazwischen sind viele Übergänge vorhanden, die sich aber in 2 Klassen einordnen lassen. Bei einem Teil der Pflanzen sind die Knospen rot gefärbt, aber heller als bei den Dunkelroten, und mit grünen Streifen und grünen Flecken an der Spitze der Knospe (nicht nur mit grünen Kelchblattspitzen). Diese Klasse ist nicht ganz einförmig, so daß sie eventuell mehrere Genotypen enthält. Die anderen haben viel mehr Grün an der Knospe, besonders zur Spitze hin, und nur größere rote Flecken am unteren Teil ($^1/_3$—$^1/_2$ der Länge). Die Verteilung ist 46 *Hookeri*-ähnlich : 257 rot Mittelform : 25 grün mit roten Flecken : 163 getupft grün. Dazu kommen noch 41 ungetupfte Pflanzen mit ganz grünen Knospen. Durch das Auftreten von mindestens 4 verschiedenen Typen der Knospenfärbung ist es ausgeschlossen, daß diese nur durch die zwei *P*-Allele bestimmt wird. Wenn die Knospenfarbe nur von $P-+^P$ bedingt würde, dürften im ganzen nur 3 Formen vorhanden sein: ungetupfte $+^P/+^P$ und getupfte, dunkelrote P/P-Homozygoten, daneben die im Phänotyp der F_1 entsprechenden Heterozygoten $P/+^P$ mit grünen Knospen und getupftem Stengel. Das Auftreten der Mittelformen ist dabei unerklärlich. Diese sind nur möglich, wenn außer $P/+^P$ noch mindestens 2 Faktorenpaare als Modifikatoren bei der Ausgestaltung der Knospenfärbung mitwirken. Bei allen beteiligten Genen muß das Rot-Allel rezessiv gegenüber Grün sein, da sonst die F_1, die für alle heterozygot ist, nicht grüne Knospen haben könnte. Benannt: *striata* = gestreift und *unicolor* = ganz gefärbt.

Hypanthiumfarbe. Das Hypanthium ist bei der weitaus größten Anzahl der Pflanzen grün (448 Pflanzen), selten treten dabei an einzelnen Blüten kleine rote Tupfen und Streifen auf. Bei 54 Pflanzen ist das Hypanthium hellrot, bei 29 dunkelrot gefärbt. Die Zahlenverhältnisse weisen auf eine Vererbung durch mehrere Gene hin, mit Dominanz von „grün" bei allen. Hauptgen: *tubocolorata* = Kelchröhre gefärbt.

Konfiguration. Die Konfiguration wurde von 148 Pflanzen bestimmt. 28 Fixierungen wiesen keine zur Analyse geeigneten Zellen auf. Es wurden 72 Pflanzen mit 7 Bivalenten und 76 mit einem Viererring gefunden. Die ersteren stellen keine einheitliche Gruppe dar,

sondern enthalten entweder 2mal die *Hookeri*-Chromosomen (1 · 2, 3 · 4) oder 2 *flavens*-Anteile (1 · 4, 2 · 3). Die erwartete Spaltung ist 1 ^{h}*Hookeri*.^{h}*Hookeri* (Bivalente) : 2 ^{h}*Hookeri* · *flavens* (Vierer-Ring): 1 *flavens* · *flavens* (Bivalente), also für Bivalente : Ring = 1 : 1. Die Übereinstimmung mit der Erwartung ist sehr gut, nur kann zytologisch nicht festgestellt werden, ob sich unter den Pflanzen mit 7 Bivalenten auch die *Hookeri*- und *flavens*-Formen wie 1 : 1 verhalten. Dies ist erst mit Zuhilfenahme der Rückkreuzungen und genetischer Daten möglich (vgl. unten).

c) Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. Im methodischen Teil wurde bereits darauf hingewiesen, daß nur in wenigen Fällen eine Koppelungsanalyse nach den bekannten Methoden möglich ist. Es wird daher gleich der Korrelationskoeffizient herangezogen, um die Beziehungen zwischen den Merkmalen zu bestimmen und dadurch die Grundlage für die Aufstellung von Koppelungsgruppen zu schaffen. Zur Anordnung des Stoffes ist zu bemerken, daß zuerst immer die Korrelation eines Merkmals, das möglichst unifaktoriell bedingt ist, mit der Konfiguration untersucht wird. Danach wird ein weiteres Merkmal hinzugezogen und hiervon die Beziehungen zum ersten Merkmal und der Konfiguration betrachtet. In gleicher Weise wird dann jeweils ein weiterer Faktor in die Analyse einbezogen und dessen Rekombination mit den schon bekannten Merkmalen untersucht. Auf diese Weise sind schließlich die Beziehungen eines jeden Merkmals zu allen anderen bekannt, so daß die eindeutige Zuordnung der Faktoren zu den einzelnen Koppelungsgruppen möglich ist.

Die Betrachtung der Korrelationen zwischen je 2 Merkmalen ergibt, daß kein einziges Merkmal im Auftreten von allen anderen vollständig unabhängig ist. Immer sind bestimmte Merkmalskombinationen bevorzugt, was sich in deutlich von 0 verschiedenen Korrelationskoeffizienten ausdrückt bzw. in P-Werten $< 0{,}05$. Diese Zahlen deuten auf das Vorliegen von Koppelungen hin, die näher analysiert werden sollen. Außer der Konfiguration sind nur 3 sicher unifaktoriell bedingte Merkmale vorhanden, von denen eine Koppelungsanalyse ausgehen kann: Blütenfarbe $s/+^{s}$, Stengeltupfung $P/+^{P}$ und Gipfelform $de/+^{de}$, wobei $+^{P}$ und s aber so dicht zusammen liegen, daß sie als Einheit behandelt werden können. Eine Korrelation mit der Konfiguration bedeutet Lage des betreffenden Locus in einem der Ringchromosomen, die als Folge der Translokation eine einheitliche Koppelungsgruppe mit interchromosomaler Koppelung bilden. Gleichzeitig muß dann auch eine Korrelation mit der Blütenfarbe vorhanden sein, da die Lage von s-$+^{P}$ im Ende 3, also im Ring, bekannt ist.

1. Untersuchung der Testgene für die Koppelungsgruppe der Ringchromosomen. Die Konfiguration zeigt erwartungsgemäß eine Korrelation mit der Blütenfarbe und außerdem mit der Gipfelform. Mit der Blütengröße, Brakteenlänge, Stengel- und Hypanthiumfarbe ist ebenfalls eine gesicherte Korrelation vorhanden. Bei der Knospenfärbung deutet die Verteilung auf eine gewisse Abhängigkeit im Auftreten beider Merkmale, die aber wegen der geringen Individuenzahl nicht gesichert werden kann ($P = 0{,}2$—$0{,}1$). In allen Fällen ist zu erwarten, daß die Homozygot-Rezessiven vorwiegend Bivalente aufweisen; bei den Pflanzen der dominanten Erscheinungsformen, die sich aus Homozygoten und Heterozygoten zusammensetzen, sollten die Ringe um das Doppelte überwiegen, wenn die Einzelspaltungen ungestört sind. Dies ist bei keinem der untersuchten Merkmale der Fall, weil alle im Ring lokalisierten Gene mit s gekoppelt

sind und daher von der Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz $+^s$ gegen s betroffen werden. Bei dem Phänotyp, der dominant ist, müssen aber die Pflanzen mit Viererringen wenigstens in größerer relativer Häufigkeit vertreten sein als unter den Rezessiven, wie folgende Überlegung erweist.

In den Eizellen sind s und $+^s$ in gleicher Häufigkeit vertreten. In den zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuchen überwiegt $+^s$. Das Maß dieser Benachteiligung ist zunächst unbekannt, berechnet sich aber aus der relativen Häufigkeit der s/s-Homozygoten (0,08 statt 0,25) dahin, daß die zur Befruchtung kommenden Pollenschläuche ein Verhältnis von $s:+^s = 0{,}16 : 0{,}84$ aufweisen gegenüber 0,5 : 0,5 ohne Konkurrenz. Daraus ergibt sich bei zunächst angenommener absoluter Koppelung zwischen s und dem Translokationspunkt für die F_2 die Erwartung von Bivalenten : Ringen = 1:1, wie aus der Tabelle 1 folgt. Angegeben sind zunächst die beiden Sorten von Eizellen und befruchtenden Pollenschläuchen und ihre aus den empirischen Zahlen abgeleiteten relativen Häufigkeiten. Aus ihrer Kombination ergeben sich die einzelnen Typen der F_2 und die relative Häufigkeit, mit der diese bei Zutreffen der angenommenen Voraussetzungen auftreten sollten. Die gelbblütigen Pflanzen können homozygot oder heterozygot sein und entsprechend 2 *Hookeri*-Bivalente oder einen Viererring enthalten, während die *sulfurea*-Pflanzen alle homozygot sind und *flavens*-Bivalente aufweisen. Das Erscheinen von *sulfurea*-Pflanzen mit Viererring muß demnach auf crossing-over zwischen dem Translokationspunkt und dem s-Locus beruhen, wodurch *Hookeri*-Chromosomen mit dem s-Ende von *flavens* entstehen, die mit unveränderten *flavens*-Chromosomen einen Vierring ergeben.

Tabelle 1. *Darstellung der Erwartung für die Rekombination von Blütenfarbe und Chromosomenkonfiguration.*

		Genetische Konstitution der Eizellen und ihre relative Häufigkeit	
		Hookeri-Chromosomen $+^s$ 1 · 2, 3 · 4 0,50	*flavens*-Chromosomen s 1 · 4, 2 · 3 0,50
Genetische Konstitution der zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuche und ihre relative Häufigkeit	*Hookeri* $+^s$ 0,84	gelbblütig homozygot (= Bivalente) 0,42	gelbblütig heterozygot (= Viererring) 0,42
	flavens s 0,16	gelbblütig heterozygot (= Viererring) 0,08	*sulfurea* homozygot (= Bivalente) 0,08

Da die Heterozygoten aus s-Eizellen und $+^s$-Pollenschläuchen naturgemäß nicht von den reziprok entstandenen unterschieden werden können, ergibt sich die folgende prozentuale Verteilung der Nachkommenschaft auf die möglichen, unterscheidbaren Typen:

	Konfiguration	
	Viererring %	Bivalente %
Blütenfarbe gelb	50	42
sulfurea	0	8

Die gefundene Verteilung für *sulfurea*-ungetupft und gelb-getupft ist bei den Ring- und Bivalentformen folgende:

Blütenfarbe und Stengeltupfung	Konfiguration		$r \pm f$
	Viererring + 5 Bivalente	7 Bivalente	
Gelb, getupft	71	53	$0{,}296 \pm 0{,}076$
sulfurea, ungetupft	5	19	

Die *sulfurea*-ungetupften Pflanzen haben, wie erwartet, vorwiegend Bivalente, es sind aber 5 Austauschindividuen mit einem Viererring vorhanden, die also neben den *flavens*-Chromosomen ($1 \cdot 4$, $2 \cdot 3$) die 2 *Hookeri*-Ringchromosomen mit dem *flavens*-Ende 3 ($s\text{-}+^{P}$) enthalten. Das crossing-over zwischen $s\text{-}+^{P}$ und dem Translokationspunkt läßt sich hieraus zwar nicht genau berechnen, muß aber wesentlich höher sein als alle sonst beobachteten sehr niedrigen Austauschwerte von *s* gegen die Komplexe.

Die Pflanzen mit spitzem Gipfel (dominant) haben vorwiegend einen Ring, die mit breitem Gipfel (rezessiv) vorwiegend Bivalente. Der Wert *r* zeigt die enge Beziehung im Auftreten der beiden Merkmale. Die Betrachtung der Verteilung ergibt, daß nur 19 spitzgipflige Pflanzen mit Bivalenten (*flavens* · *flavens*-Homozygoten) vorhanden sind. Die Benachteiligung ist hier also ziemlich groß. 45 breitgipflige Pflanzen mit Bivalenten, die *Hookeri*-Homozygoten, sind vorhanden. Daneben treten 42 Pflanzen des Typs spitzer Gipfel + Ring, vorwiegend Heterozygote, auf und 24 mit breitem Gipfel + Ring, also Austauschformen. Die Menge von 34,8% Austauschindividuen unter den breitgipfligen Pflanzen bedeutet ein crossing-over zwischen Translokationspunkt und *de*, das häufiger ist als zwischen Translokationspunkt und *P–s*; *de* muß daher weiter zu einem Chromosomenende hin gelegen sein. Für die gegenseitige Lage der 3 Loci kommen nur 2 Anordnungen in Frage: *T*–(*P*–*s*)-*de* und *de*–*T*–(*P*–*s*). Im ersten Fall, wo *de* im gleichen Chromosomenschenkel liegt wie *s*, muß ein crossing-over zwischen dem Translokationspunkt und (*P*–*s*) immer, abgesehen von den Fällen doppelten Austausches, auch *de* mit betreffen. Bei Lage auf verschiedenen Chromosomenschenkeln darf der Austausch von *s* gegen den Translokationspunkt *de* nicht berühren. Die Häufigkeit der Austauschindividuen ist jedoch zu gering, um in bezug auf die Reihenfolge Schlüsse zuzulassen.

Da die Loci *P* und *s* sehr dicht zusammenliegen, werden sie weiterhin als Einheit behandelt. Um eine Auswertung der Korrelationen mit den Anthozyanmerkmalen zu erleichtern, wird dabei die Stengeltupfung genannt, gemeint ist jedoch immer die ganze Gengruppe *P*-*s*.

Zwischen Gipfelform und Stengeltupfung besteht eine geringe, aber deutliche Abhängigkeit. Dies deutet auf eine größere Entfernung zwischen *P*-*de* als zwischen jedem der beiden Gene und dem Translokationspunkt. Sie liegen also auf verschiedenen Chromosomenschenkeln. Hiermit ist eine Entscheidung zwischen den obengenannten Möglichkeiten der Anordnung getroffen zugunsten von *de*–*T*–*P*–*s*. Bevorzugt sind die Kombinationen getupft-breit und ungetupft-spitz, die der Konstitution der Elterntypen ^{h}*Hookeri* und *flavens* entsprechen. Damit ist erwiesen, daß beide Gene miteinander gekoppelt und im Viererring lokalisiert sind. Zusammen mit dem Translokationspunkt sind somit 3 Loci bekannt, von denen aus eine weitere Untersuchung der Koppelungen mit den Genen für die übrigen Merkmale erfolgen kann.

		Gipfel		$r \pm f$
		spitz	breit	
Konfiguration	Viererring	42	24	$0{,}340 \pm 0{,}078$
	Bivalente	19	45	
Stengeltupfung	getupft	212	224	$P_{hom} < 0{,}01$
	ungetupft	28	11	

2. Korrelation mit der Blütengröße. Die Blütengröße ist eng mit der Konfiguration gekoppelt. Die Pflanzen mit kleinen Blüten haben faßt alle nur Bivalente, bei sehr großen

Blüten überwiegen die Pflanzen mit einem Viererring um das Doppelte, dies sind die Dominanten. Die Korrelation zwischen Blütengröße und Gipfelform ist ebenfalls sehr groß, es liegt hier also der Koppelungsfall vor. Bevorzugt sind spitzer Gipfel + große Blüten und breiter Gipfel + kleine Blüten.

		Blüte		$r \pm f$
		groß	klein	
Konfiguration	Viererring	68	8	$0{,}469 \pm 0{,}064$
	Bivalente	33	39	
Gipfel	spitz	220	19	$0{,}657 \pm 0{,}031$
	breit	89	145	
Stengel	getupft	310	181	—
	ungetupft	36	3	

In der Kombination mit der Stengeltupfung sind ungetupft-groß und getupft-klein relativ häufiger als die umgekehrten Zusammenstellungen. Der Blütengrößenfaktor, dessen Koppelung hier sichtbar wird, ist „*Supressor*" aus *flavens*, dessen Anwesenheit die Ausbildung kleiner Blüten verhindert, auch wenn alle anderen Faktoren hierfür vorhanden sind (Emerson und Sturtevant 1932). Nur bei den Rezessiv-Homozygoten $+^{Su}/+^{Su}$ (*Hookeri*-genotyp) kommen daher die übrigen Faktoren für Blütengröße (*Co/co*) zur Auswirkung. Hierdurch erklärt sich das zunächst erstaunliche Ergebnis, daß die Eigenschaft „kleine Blüten" bevorzugt zusammen mit *Hookeri*-Merkmalen auftritt, während die *Oe. Hookeri* große Blüten besitzt.

3. Korrelation mit der Stengelfärbung. Die Stengelfärbung zeigt eine deutliche Korrelation mit der Konfiguration. Eine Berechnung des Korrelationskoeffizienten zur Blütenfarbe und Stengeltupfung ist nicht möglich, da die Unterschiede im Anthozyangehalt der Epidermis sich nur an den getupften Pflanzen ausprägen und *P–s* bekanntlich sehr eng gekoppelt sind. Zur Gipfelform und der Blütengröße ist die Beziehung aber sehr deutlich. Roter Stengel tritt meist zusammen mit breitem Gipfel und kleinen Blüten auf, was auf Lage des Gens im Viererring hinweist. Der Größe der Korrelationskoeffizienten nach liegt der Koppelungsfall vor, mit dem rezessiven Allel für „rot" (*rubricaulis*) zusammen mit *de* im *Hookeri*-Anteil des Ringes. Als Folge dieser Koppelung ergibt sich aus der Bevorzugung $+^{s}$ gegenüber *s* im Pollenschlauch eine größere relative Häufigkeit des *Hookeri*-Allels *rub* im Pollen und dadurch ein Überschuß an rotstengeligen Pflanzen. Die Abweichung von der Erwartung 3 : 1 ist jedoch nicht sehr groß, so daß eine ziemlich lockere Koppelung zwischen beiden Genen angenommen werden muß.

		Stengel		$r \pm f$
		rot	grün	
Konfiguration	Viererring	9	67	$0{,}272 \pm 0{,}076$
	Bivalente	25	47	
Gipfel	spitz	22	218	$0{,}428 \pm 0{,}037$
	breit	112	123	
Blüte	groß	45	301	$0{,}397 \pm 0{,}037$
	klein	91	93	

4. Korrelationen mit der Knospenfärbung. Die Knospenfärbung zeigt mit der Konfiguration eine geringe Korrelation ($r = 0{,}162 \pm 0{,}087$), die Verteilung ist zufallsmäßig. Eine Korrelation mit der Stengeltupfung kann wiederum, wie für die Stengelfärbung, nicht erfaßt werden. Zu der Gipfelform ist die Beziehung ziemlich eng, noch größer zur Stengelfärbung. Pleiotropie eines Anthozyangens, an die hier zunächst gedacht werden muß, ist ausgeschlossen, da alle 4 möglichen Kombinationen vorkommen, also auch Neukombination der Elternmerkmale. Aus der Korrelation mit der Gipfelform kann geschlossen werden, daß ein Gen für Knospenfarbe, *striata*, zur *s*-Koppelungsgruppe gehört. Aus der Größe der Korrelationskoeffizienten ergibt sich, daß das Gen für Knospenfärbung mit beiden Genen,

zu denen es bisher in Beziehung gesetzt wurde, in der Koppelungsphase vorhanden ist. Das rezessive Allel stammt demnach aus *^{h}Hookeri*. Die bevorzugten Kombinationen sind dunkelrote Knospen zusammen mit rotem Stengel und breitem Gipfel und die reziproke Zusammenstellung.

Zwischen Blütengröße und Knospenfarbe sind die bevorzugten Kombinationen anders verteilt als erwartet. Die Pflanzen mit grünen Knospen, also des *flavens*-Phänotyps, haben überwiegend große Blüten, wie aus der Anwesenheit von *Su* im Ring erwartet wird. Bei den Mittelfarben steigt erwartungsgemäß die relative Häufigkeit der Kleinblütigen an. Die Pflanzen mit dunkelroten Knospen haben dagegen wieder bevorzugt große Blüten.

Die Erklärung hierfür findet sich aus der Überlegung, daß beide Merkmale, Knospenfärbung wie Blütengröße, durch mindestens je 2 Anlagen beeinflußt werden, von denen je eine für jedes Merkmal der Ring-Koppelungsgruppe angehört, nämlich in der Zusammenstellung *flavens–Su–+^{str}* und *^{h}Hookeri–+^{Su}-str$_{H}$*, wodurch die Bevorzugung von grünen Knospen mit großen Blüten zustande kommt. Die deutlich zutage tretende Korrelation rote Knospen + große Blüten beruht dagegen auf der Koppelung eines weiteren Gens für Knospenstreifung mit einem anderen Blütengröße-Gen, und zwar in der Weise, daß hier das Allel für große Blüten mit „rot" gekoppelt ist. Da dunkelrote Knospen eine Eigenschaft von *Oe. Hookeri* ist, diese aber das Allel *co* (große Blüten) enthält, kann angenommen werden, daß hier eine Koppelung mit diesem vorliegt. *Flavens* enthält dann zu dem bekannten Allel *Co* (kleine Blüten) das Allel des *unicolor*-Gens, das eine geringere Ausfärbung der Knospen bedingt (+^{uni}). Das *flavens*-Allel muß dominant sein, weil die Dunkelroten gegenüber den Pflanzen mit hellroten Knospen in geringerer Häufigkeit auftreten. Das Allel +^{str} (grüne Knospen) muß epistatisch über *uni* sein, da sonst eine Korrelation, die auf Koppelung mit diesem Locus beruht, nicht so deutlich sichtbar werden könnte. Beide Gene können sich nur auswirken, wenn durch die Anwesenheit von *P* die Möglichkeit der Anthozyanbildung gegeben ist. Zwischen Blütengröße und Knospenfarbe laufen zwei entgegengesetzte Korrelationen durcheinander, die auf den Koppelungen von *Su–+^{str}+^{P}flavens/^{h}Hookeri–+^{Su}–str–P* und *Co+^{uni}/co uni* beruhen. Die Knospenfärbung hängt also von mindestens 3 Genen ab, nämlich *P/+^{P}*, *str/+^{str}*, *uni/+^{uni}*, von denen die ersten beiden miteinander gekoppelt sind. Die aus *^{h}Hookeri* stammenden Allele (*uni* und *str*) bewirken dunkelrote Knospen gegenüber nichtdunkelrot (+^{uni}) bzw. grün (+^{str}) aus *flavens*. Die weiteren Abstufungen der Knospenfarbe werden vielleicht durch zusätzliche Gene bewirkt.

		Knospe				
		nur getupfte Pflanzen				
		rot	mittelrot	wenig rot	grün getupft	$r \pm f$
Stengel	rot	35	90	5	6	0,443 ± 0,036
	grün	11	168	20	155	
Blüte	groß	31	123	19	137	
	klein	15	134	6	29	
Gipfel	spitz	7	88	15	102	0,392 ± 0,041
	breit	36	144	9	35	

5. Korrelationen mit der Hypanthiumfärbung. Die Korrelationen der Hypanthiumfarbe mit der Konfiguration der Stengelfärbung, Blütengröße, Gipfelform und der Knospenfarbe

deuten darauf hin, daß auch ein Gen *tubocolorata* für die Ausbildung dieses Merkmals zur *s*-Koppelungsgruppe gehört und mit den genannten Faktoren im Koppelungsfall vorliegt. Rotes und, etwas weniger deutlich, auch hellrotes Hypanthium treffen mit den *Hookeri*-Merkmalen zusammen, mit Bevorzugung der Kleinblütigen. Das aus ^{h}*Hookeri* stammende Allel *tub* ist also, wie bei den anderen Anthozyanmerkmalen, rezessiv. Entsprechend finden sich unter den Pflanzen mit dunkelrotem Hypanthium nur solche mit Bivalenten, bei den Hellroten überwiegen diese. Die Pflanzen mit grünem Hypanthium haben dagegen meist einen Viererring (Heterozygote), seltener Bivalente (*flavens*-Homozygote). Die Einzelspaltung ergab einen derartigen Überschuß an „Grünen", daß, wie schon erwähnt, keine monohybride Spaltung vorliegen kann, sondern die Einwirkung weiterer Gene angenommen werden muß, von denen mehrere rezessiv-homozygot vorhanden sein müssen, um die Rotfärbung hervorzurufen. Eines von diesen muß im Viererring lokalisiert werden.

		Hypanthium			$r \pm f$
		rot	hellrot	grün	
Konfiguration	Ring	—	4	72	0,242 ± 0,077
	Bivalente	6	8	58	
Stengel	rot	25	38	73	0,478 ± 0,035
	grün	4	16	334	
Blüte	groß	3	12	294	0,410 ± 0,038
	klein	26	42	113	
Gipfel	spitz	3	4	205	0,347 ± 0,042
	breit	23	50	151	
Knospe	dunkelrot	8	15	23	0,357 ± 0,040
	mittelrot	20	37	201	
	wenig rot	—	1	24	
	grün	1	1	159	

6. Korrelationen mit der Form der Kelchblattspitzen. Die Korrelation der Kelchblattspitzen mit der Konfiguration ist sehr gering, die Verteilung scheint zufallsgemäß zu sein. Der Korrelationskoeffizient mit der Gipfelform ist aber so groß, daß hier der Koppelungsfall vorliegen muß, mit $s{-}{+}^{P}$ also die Abstoßungsphase. Der Korrelationskoeffizient mit Blütenfarbe-Stengeltupfung ist dementsprechend gering, aber doch gesichert. Mit der

		Kelchblattspitzen			$r \pm f$
		lang-dünn	mittel	kurz-dick	
Konfiguration	Ring	24	29	23	0,188 ± 0,079
	Bivalente	21	18	33	$P_{hom} = 0{,}1{-}0{,}05$
Gipfel	spitz	94	123	24	0,489 ± 0,036
	breit	17	102	114	
Stengel	getupft	101	243	147	0,170 ± 0,048
	ungetupft	20	14	6	
Stengel	rot	11	53	72	0,312 ± 0,041
	grün	81	190	75	
Knospe	dunkelrot	3	24	19	0,281 ± 0,042
	mittelrot	44	111	102	
	wenig rot	6	13	6	
	grün	48	95	20	
Hypanthium	dunkelrot	1	9	19	0,256 ± 0,043
	hellrot	2	23	29	
	grün	98	211	98	
Blüte	groß	124	83	49	0,480 ± 0,033
	klein	7	74	103	

Stengel-, Knospen- und Hypanthiumfärbung ist die Korrelation eng, ebenso mit der Blütengröße. Die bevorzugten Kombinationen sind hier: kurze-dicke Kelchblattspitzen mit getupftem rotem Stengel, roten Knospen und Hypanthium, breitem Gipfel und kleinen Blüten sowie die entsprechenden reziproken Zusammenstellungen.

Hieraus ergibt sich: Die Knospenform wird zunächst durch ein Gen *Acrosepala* bestimmt, dessen rezessives Allel für kurze-dicke Spitzen aus *Oe. Hookeri* stammt, das dominante für lange-dünne Spitzen aus *flavens*. Die Abweichung von der Erwartung (zu viele Pflanzen mit stumpfen, zu wenige mit mittellangen und langen Spitzen) erklärt sich aus der Koppelung mit *s*, da hier immer das *Hookeri*-Allel zusammen mit $+^s$ bevorzugt durch den Pollen übertragen wird und daher der entsprechende Phänotyp zu häufig vertreten ist. Durch die Einwirkung von Modifikatoren kommt in beiden Klassen eine weitere Spaltung zustande nach den Extremtypen und einer Mittelform. Die Lage des Locus *Acro* ist mit ziemlicher Sicherheit anzugeben: Aus der Größe der Korrelationskoeffizienten folgert, daß die Gene für Gipfelform *de* und Form der Knospenspitzen *Acro* dicht zusammenliegen müssen, *Acro* dagegen vom Translokationspunkt und *s* weit entfernt ist. Die Reihenfolge ist also: *Acro–de–T–s*.

7. Korrelationen mit der Blattbreite. Die Spaltung der Blattbreite (breit : mittel : schmal) zeigt freie Rekombination mit allen Merkmalen, wie dies nach der bekannten Lage des Breitblattfaktors *B* im Chromosom 7 · 8 zu erwarten ist (RENNER 1933). Unter den Schmalblättrigen findet sich dagegen eine deutliche Abhängigkeit der verschiedenen Typen von den Merkmalen der *s*-Koppelungsgruppe. Die Korrelation mit der Konfiguration ist hierbei nur gering und nicht gesichert ($r = 0{,}128 \pm 0{,}120$), die Beziehung zur Stengeltupfung ist aber eindeutig, ebenso zur Gipfelform und Stengelfarbe, also zu allen unifaktoriell spaltenden Merkmalen der *s*-Koppelungsgruppe. Auch mit den übrigen Merkmalen der *s*-Gruppe ist die Korrelation deutlich, nämlich mit der Knospenfarbe, Form der Kelchblattspitzen, Blütengröße und Hypanthiumfarbe. Die schmalblätterigen Pflanzen des *Hookeri*-Typus haben meist getupften, roten Stengel, dunkelrote Knospen, kurz-dicke Kelchblattspitzen, breiten Gipfel, rotes Hypanthium und kleine Blüten, also die geforderte Bevorzugung der Kombinationen, die dem Phänotyp der *Oe. Hookeri* entsprechen. Die Größe der Korrelationskoeffizienten läßt darauf schließen, daß mit den Genen, deren rezessives Allel aus ^{h}*Hookeri* stammt, der Koppelungsfall vorliegt. Das Gen, das die Form der schmalen Blätter beeinflußt, wurde *linearifolia* (= gleichbreitblättrig) benannt.

		Blatt (nur schmalblättrige)			$r \pm f$
		schmal (*Hookeri*-Form)	mittel	*flavens*-Form	
Stengel	getupft	62	42	53	$0{,}420 \pm 0{,}060$
	ungetupft	1	1	31	
Stengel	rot	41	15	8	$0{,}446 \pm 0{,}064$
	grün	21	27	45	
Gipfel	spitz	41	20	21	$0{,}390 \pm 0{,}061$
	breit	17	16	56	
Knospe	dunkelrot	22	4	4	$0{,}629 \pm 0{,}044$
	mittelrot	36	24	30	
	wenig rot	3	5	2	
	grün	1	9	17	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	3	6	27	$0{,}409 \pm 0{,}061$
	mittel	34	12	42	
	kurz-dick	26	25	14	
Blüte	groß	32	25	71	$0{,}341 \pm 0{,}064$
	klein	31	18	11	
Hypanthium	dunkelrot	8	8	—	$0{,}315 \pm 0{,}065$
	hellrot	18	3	2	
	grün	37	32	82	

8. Korrelationen mit der Blattzähnung. Die Ausgestaltung des Blattrandes (gezähnt oder glatt) zeigt eine deutliche Korrelation mit der Stengeltupfung. Mit den übrigen Merkmalen ist der Korrelationskoeffizient geringer (z. B. Hypanthiumfarbe, Gipfelform). Zum Teil ist die Rekombination von freier Spaltung nicht zu unterscheiden (mit Knospenfarbe, Kelchblattspitzenform, Blütengröße, Konfiguration liegt r zwischen 0,084 und 0,006 $\pm$0,045). Die bevorzugten Kombinationen sind: glattrandige Blätter + ungetupfter Stengel, grünes Hypanthium, spitzer Gipfel und entsprechend reziprok. Glatter Blattrand + grüne Knospen und grüner Stengel ist ebenfalls leicht bevorzugt, ebenso gezähnter Rand + dicke kurze Kelchblattspitzen, wenn auch nicht so stark, daß sich dies als gesicherte Abweichung von einer homogenen Verteilung zeigen würde.

Aus der Größe der Korrelationskoeffizienten läßt sich erschließen, daß ein Gen für Blattzähnung in der *s*-Koppelungsgruppe vorhanden sein muß, dessen rezessives Allel aus *flavens* stammt und mit *s* im Koppelungsfall vorhanden ist, mit den übrigen rezessiven Allelen aus ^{h}*Hookeri* daher die geringeren Korrelationskoeffizienten des Abstoßungsfalles ergibt.

		Blattrand		$r \pm f$
		glatt	gezähnt	
Stengel	getupft	190	304	0,253 $\pm$ 0,040
	ungetupft	35	6	
Hypanthium	dunkelrot	10	19	
	hellrot	16	38	0,158 $\pm$ 0,049
	grün	163	144	
Gipfel	spitz	112	128	0,129 $\pm$ 0,045
	breit	80	155	

9. Korrelationen mit weiteren Merkmalen. Kurz zu erwähnen sind noch die Korrelationen mit den beiden Merkmalen, deren Auszählung, wie schon dargelegt, mit einer gewissen Unsicherheit verknüpft ist: Wuchshöhe und Brakteenlänge. Die „Zwerge" zeigen meist auch einige Merkmale aus *flavens*, die der *s*-Koppelungsgruppe angehören (ungetupfter grüner Stengel, grüne Knospen, spitzer Gipfel usw.). Die Korrelationskoeffizienten sind meist sehr groß: mit Kelchblattspitzen $r = 0{,}487 \pm 0{,}036$, Blattbreite $0{,}397 \pm 0{,}063$, *sulfurea* $0{,}215 \pm 0{,}043$. Es kann also angenommen werden, daß das Gen für Zwergwuchs, das bisher nicht lokalisiert werden konnte, ebenfalls der *sulf*-Koppelungsgruppe angehört. Die „Zwerge" sollten infolge der Koppelung mit *s* in geringerer Anzahl auftreten, als einer Verteilung 3:1 entspricht. Die niederwüchsigen Pflanzen sind aber in viel größerer Menge als erwartet vorhanden. Daraus ergibt sich, was auch schon aus dem sehr verschiedenen Phänotyp dieser Pflanzen geschlossen wurde, daß mehrere Wuchsfaktoren wirksam sind. Einer davon, nämlich *nana*, gehört der *s*-Koppelungsgruppe an, über die Lage und Koppelungsverhältnisse der übrigen kann nichts ausgesagt werden.

Die Brakteenlänge ist deutlich abhängig von der Konfiguration ($r = 0{,}278 \pm 0{,}078$). Die Korrelation mit der Gipfelform ist eindeutig ($0{,}332 \pm 0{,}041$) ebenso mit den anderen zur *s*-Koppelungsgruppe gehörenden Merkmalen. Die Beziehung zur Stengeltupfung ist lockerer ($0{,}102 \pm 0{,}044$; $P = 0{,}02$). Lange Brakteen treten meist mit *flavens*-Merkmalen, kurze mit *Hookeri*-Merkmalen zusammen auf. Es kann also angenommen werden, daß ein Gen für Brakteenlänge, *brevicoma* = kurzschopfig, ebenfalls im Ring, lokalisiert ist. Aus der Größe der Korrelationskoeffizienten ergibt sich, daß mit den rezessiven *Hookeri*-Allelen der Koppelungsfall vorliegt (*de*!): *brevicoma* stellt also den Phänotyp des rezessiven Allels dar und stammt aus ^{h}*Hookeri*, das dominante Allel „lang" $+^{bco}$ aus *flavens*.

10. Korrelationen mit Verkümmerung des Hauptsprosses. Die Merkmale *anomala* (verkümmerter Hauptsproß) und *undulata* (gewellte Brakteen), die meist zusammen auftreten, zeigen keine Korrelation mit der Konfiguration und den Genen der *s*-Koppelungsgruppe. (*P*-Werte überall über 0,05). Mit Brakteenlänge und Blütengröße ist eine Korrelation vorhanden. Da beide Merkmale aber sicher durch mehrere Gene bedingt werden, bedeutet dies keine Beziehung zur Ring-Gruppe. Die Pflanzen mit verkümmertem Hauptsproß und gewellten Brakteen haben meist kleine Blüten und lange Brakteen. Da *flavens Co* enthält, das kleine Blüten hervorruft, ist es möglich, daß hier eine Koppelung mit diesem Gen sichtbar

wird, ähnlich wie sie auch schon für *co* und *unicolor* gefunden wurde. Auf Grund dieser gemeinsamen Koppelung mit der Blütengröße wird auch eine Korrelation zwischen *anomala* und der Knospenfarbe erwartet, die aber nicht deutlich ist. Dies ist jedoch kein Beweis gegen die gemachte Annahme, sondern kann darauf beruhen, daß durch die Polymerie der Knospenfarbe die Korrelationen hier nicht klar zu erkennen sind.

		Hauptsproß		$r \pm f$
		normal	verkümmert und Brakteen gewellt	
Blüte	groß	298	44	$0{,}129 \pm 0{,}043$
	klein	129	50	
Brakteen	lang	187	54	$0{,}159 \pm 0{,}044$
	kurz	219	26	

Durch den Nachweis von 2 Genen, die mit *co* gekoppelt sind, wird gezeigt, daß das früher festgestellte Verhalten dieses Gens, nämlich die freie Rekombination mit allen Komplexen, keine Besonderheit des Locus ist, sondern darauf beruht, daß er sehr weit von den Translokationsstellen entfernt liegt, so daß zwischen beiden Loci immer ein crossing-over vor sich geht. Da die Orte der Translokationen bei den Oenotheren im Heterochromatin liegen, d. h. der Kommissur genähert (MARQUARDT 1937), muß *co* sehr nahe an einem Chromosomenende liegen. Die Koppelung mit *anomala* gibt auch die genaue Lage an, da dieses Gen dem Chromosom 13 · 14 zugewiesen werden konnte, wie aus der später zu besprechenden Spaltung von *flavens* · *stringens* hervorgeht, und zwar liegen alle im gleichen Ende, da sonst die Koppelung durch das 50% crossing-over zwischen *co* und der Kommissur nicht festzustellen wäre. Außerdem muß in der gleichen Koppelungsgruppe noch ein Gen für Brakteenlänge vorhanden sein, mit dem Allel für lange Brakteen *tecta* (= bedeckte Knospen) in *flavens*, dessen Dominanzverhältnisse vorläufig nicht bekannt sind, aber aus der Rückkreuzung erschlossen werden können.

d) Weitere Kreuzungen. 1. Rückkreuzung mit ^{h}Hookeri. Aus der Rückkreuzung *Oe. flavens* · ^{h}*Hookeri* × *Hookeri* entstehen, wie erwartet, nur sehr wenige taube Samen, 12,36%. Alle keimhaltigen Samen bis auf einen keimten. Bis zum Auszählen gingen von 155 Pflanzen 26 ein. Alle Pflanzen hatten getupften Stengel und gelbe Blüten. Unterschiede in der Brakteenlänge traten auf, wurden aber nicht ausgezählt. Für Knospen- und Hypanthiumfärbung sowie für die Form der Kelchblattspitzen finden sich die gleichen Typen wie in der F_2, nur in anderen Zahlenverhältnissen. Die Spaltung nach der Gipfelform zeigt eine deutliche Abweichung von der Erwartung 1 : 1 ($P < 0{,}01$) durch bevorzugtes Auftreten des *Hookeri*-Merkmals. Die Pflanzen mit dunkelrotem Stengel sind selten. Die Konfigurationsbestimmung zeigt das erwartete Verhältnis 1 : 1, d. h. daß wahrscheinlich die *flavens*- und ^{h}*Hookeri*-Anteile des Viererringes gleichmäßig in der Eizelle vertreten sind, soweit die geringen Individuenzahlen überhaupt einen Schluß zulassen. Die ausgewertete Spaltung betrifft folgende Merkmale:

Rosettenblätter gelb-grün : rot werdend = 75 : 76 Pflanzen.
Wuchsform hoch : mittelgroß = 87 : 33 (dazu 9 Pflanzen mit nur Rosettenzweigen).
Knospenfärbung dunkelrot : schwach rot : grün mit roten Flecken : ganz grün = 38 : 45 : 29 : 17.

Hypanthiumfärbung dunkelrot : hellrot : grün = 7 : 40 : 82.
Stengel grün : rot = 30 : 90.
Gipfel spitz : breit = 44 : 77.
Kelchblattspitzen lang-dünn : mittel : kurz-dick = 35 : 61 : 33.

Blattbreite breit : mittelbreit : schmal : sehr schmal = 1 : 60 : 63 : 5.
Blattrand glatt : gezähnt = 56 : 73.
Blütengröße groß + mittelgroß : klein = 101 : 28.
Konfiguration. 7 Pflanzen mit Bivalenten : 18 mit Viererringen.

Für alle diese Eigenschaften muß der zur Rückkreuzung verwendete Elter *Oe. Hookeri* das rezessive Allel enthalten, wenn mehr als 2 Formen vorkommen, sogar die rezessiven Allele von 2 Genen, da sonst in der Rückkreuzung keine Spaltung auftreten kann. Im ganzen ergibt sich, daß *Oe. Hookeri* für mindestens 14 Gene der rezessive Elter ist. Die Gene betreffen Wuchsform, Stengelfarbe, Gipfelform, Blattzähnung (je 1 Gen), Knospen- und Hypanthiumfarbe, Form der Kelchblattspitzen, Blütengröße und Blattbreite je wenigstens 2 Gene.

Die Betrachtung der Verteilungen ergibt das gleiche wie für die F_2, nämlich eine deutliche Bevorzugung der Elternkombinationen : roter Stengel, Knospen und Hypanthium, flacher Gipfel, dicke Knospenspitzen und die reziproken Kombinationen treten bevorzugt zusammen auf. Eine Berechnung der Korrelationskoeffizienten ist ohne besonderen Wert, da bei der geringen Individuenzahl von 129 Pflanzen der Fehler zu groß ist, um einen Vergleich mit der F_2 zu erlauben.

2 Rückkreuzung mit flavens. Die Rückkreuzung *Oe. flavens* · ^{h}*Hookeri* × *suaveolens sulfurea (= flavens)* ergibt 52 % tauber Samen, die *let/let*-Homozygoten. Bis zur Auszählung gingen von den 143 pikierten Pflanzen 4 ein. Alle Pflanzen haben grüne Stengel, Hypanthium und Knospen, diese manchmal mit sehr kleinen schwachen roten Flecken, wie die F_1. Der Gipfel ist spitz, ebenso die Knospen durch lange-dünne Kelchblattspitzen. Eine Spaltung tritt ein nach Stengel getupft-ungetupft, Blüte gelb-*sulfurea*, Wuchs hoch-Zwerg, Brakteen lang-kurz, Hauptsproß normal-verkümmert. Da für *brevicoma* nachgewiesen wurde, daß ^{h}*Hookeri* das rezessive Allel enthält, muß die hier auftretende Spaltung nach Brakteenlänge auf das 2. Gen *tecta* zurückgehen, wovon also das *flavens*-Allel *tec* rezessiv sein muß. Eine Spaltung nach Blattbreite ist vorhanden, aber kaum auszählbar, ebenso nach der Blattfarbe. Für beide Eigenschaften sind im Gesamteindruck der Aufzucht die vorhandenen Unterschiede deutlich, die Einordnung einer bestimmten Pflanze aber fast unmöglich. Für die genannten 5 Eigenschaften ist also *flavens* der rezessive Elter, außerdem noch für let_{fl}.

3. F_3-Generationen. Aus der F_2 wurden 2 niedrige schmalblättrige Pflanzen geselbstet. Die Mengen der tauben Samen in den beiden F_3-Aufzuchten sind 24 und 28 %. Die Pflanzen waren also für *let*/+^{let} heterozygot. Die Nachkommenschaft ist in beiden Fällen einheitlich, ohne erkennbare Spaltung. Die Blattform ist *Hookeri*- bzw. *flava*-ähnlich schmal, wie bei den Elternpflanzen, die für diese Gene homozygot waren. In der *Hookeri*-blättrigen Nachkommenschaft traten 2 Pflanzen mit verkümmertem Gipfel und gewellten Brakteen auf neben 17 normalen. Die F_2-Pflanze war also für *ano*/+^{ano} heterozygot. Alle diese Pflanzen waren niederwüchsig, aber nicht „Zwerg". Die Nachkommen der *flavens*-blättrigen Pflanze waren alle „Zwerge".

e) Zusammenfassung. Zusammenfassend läßt sich über die Komplexkombination *flavens* · ^{h}*Hookeri* sagen: Sicher unifaktoriell spaltend sind nur die Merkmale Blütenfarbe, Stengeltupfung, Gipfelform und vielleicht Stengelfarbe. Für die meisten der untersuchten Merkmale konnte nachgewiesen werden, daß sie durch mehrere Gene beeinflußt werden. Hierher gehören die Farbe von Knospen und Hypanthium, Blattform, -zähnung und -breite, Blütengröße und Form der Kelchblattspitzen. Zusammen sind mindestens 20 Gene heterozygot vorhanden, von denen in 14 Fällen *Oe. Hookeri* der rezessive Elter ist, in 6 Fällen *flavens*.

Auf Grund der Korrelationen zwischen den Merkmalen lassen sich mehrere Koppelungsgruppen aufstellen. Die 1. Koppelungsgruppe umfaßt die Gene *Punctata*, *sulfurea*, *deplanata*, *Acrosepala*, *rubricaulis*, *striata*, *tubocolorata*, *Su*, *linearifolia*, *dentata* sowie den Translokationspunkt, und ist mit dem Viererring

der Chromosomenenden 1 · 2 · 3 · 4 identisch. Hierher gehören auch noch die Gene *nana* und *brevicoma*. Die Zuordnung wurde allein auf Grund einer sicheren Korrelation mit der Konfiguration und den bestimmt unifaktoriell bedingten Merkmalen Blütenfarbe, Stengeltupfung und Gipfelform vorgenommen.

hHookeri-Allele: P $+^{s}$, *de*, $+^{Acro}$, *rub*, str_H, *tub*, $+^{Su}$, *lin*, $+^{na}$, *bco*.
flavens-Allele: $+^{P}$, *s*, $+^{de}$, *Acro*, $+^{rub}$, $+^{str}$, $+^{tub}$, *Su*, $+^{lin}$, *na*, $+^{bco}$.

(Für die diesen Allelen zugeordneten Phänotypen vgl. Tabelle 2.)

Von der 2. Koppelungsgruppe sind nur der Letalfaktor von *flavens let*/$+^{let}$ und *Sp*/$+^{Sp}$ sowie die Lage im Chromosom 5 · 6 bekannt.

Die 3. Gruppe enthält die Gene für Verkümmerung des Hauptsprosses *anomala* und gewellte Brakteen *undulata*, für Blütengröße *Co co*, Knospenfärbung *unicolor* und wahrscheinlich noch für Brakteenlänge *tecta* und liegt im Chromosom 13 · 14.

hHookeri-Allele: $+^{ano}$, $+^{un}$, *co*, *uni*, $+^{tec}$.
flavens-Allele: *ano*, *un*, *Co*, $+^{uni}$, *tec*.

Von einer 4. im Chromosom 7 · 8 lokalisierten Koppelungsgruppe ist nur der Breitblattfaktor B_{fl}/$+^{B}$ bekannt.

Weitere Gene, die auf Hypanthium- und Knospenfärbung sowie Form der Kelchblattspitzen einwirken, können vorerst nicht näher lokalisiert werden, da keine bekannten Merkmale zur Verfügung stehen, mit denen sie eine Korrelation zeigen. In Frage kommen für sie die Chromosomen 9 · 10 und 11 · 12, da allen anderen Chromosomen bereits Koppelungsgruppen zugewiesen sind.

II. flavens · hfranciscana.

a) Allgemeines. Die für die Kreuzung mit *Oe. suaveolens sulfurea* verwendete Linie von *Oe. franciscana* aus dem Material von DE VRIES besitzt die gleiche Anordnung der Chromosomenenden wie *Oe. Hookeri*. Der Bastard *flavens · hfranciscana*, der phänotypisch weitgehend der F_1 von *flavens · hHookeri* gleicht, weist daher einen Viererring auf mit den Enden 1 · 2 · 3 · 4 und 5 Bivalenten. Wie bei *flavens · hHookeri* können höchstens 6 Koppelungsgruppen auftreten. Für die Untersuchung der Spaltung der Nachkommenschaft standen folgende Kreuzungen zur Verfügung:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Anfzuchtjahr
*1940/15	*Oe. (suaveolens sulfurea* × *franciscana* DE VRIES*) flavens · hfranciscana*	F_1	1942
1942/229	*Oe. flavens · hfranciscana*/selbst (aus 40/15)	F_2	1943
1942/244	*Oe. flavens · hfranciscana* × *franciscana* DE VRIES	F_1♀R	1943
1943/174	*Oe. flavens · hfranciscana* F_2/selbst (aus 42/229, Pflanze 56)	F_3	1944
1943/175	*Oe. (flavens · hfranciscana* × *franciscana)* × *suaveolens sulfurea* aus 42/244, Pflanze 1, verkümmerter Gipfel	$(F_1$♀R)R	1944
1943/137	*Oe. (flavens · hfranciscana)* × *franciscana*/selbst (aus 42/244, Pflanze 1)	$(F_1$♀R)F_2	1944

b) Die Spaltung der Merkmale in der F_2. Aus der Selbstung ergaben sich 196 taube Samen unter 800, also 24,5% (Erwartung 25% *let/let*-Homozygoten), 589 Samen keimten, ausgezählt wurden 487 Pflanzen, die übrigen gingen in verschiedenen Entwicklungsstadien zugrunde. Die Spaltung in der F_2 umfaßt im wesentlichen die gleichen Merkmale wie bei *flavens · hHookeri*, da die beiden Komplexe *hfranciscana* und *hHookeri* weitgehend übereinstimmen.

Konfiguration. Die Konfiguration wurde bestimmt von 114 Pflanzen. 40 Fixierungen wiesen keine zur Analyse geeigneten Zellen auf. Beobachtet wurden 80 Pflanzen mit 7 Bi-

valenten, 14 mit einem Viererring und 5 Bivalenten, 14 weitere Pflanzen waren triploid mit 21 Chromosomen.

Wie bereits für *flavens* · ^{h}*Hookeri* dargelegt wurde, werden bei der Selbstung einer Pflanze mit einem Viererring ohne Letalfaktoren in der Nachkommenschaft je zur Hälfte Ring- und Bivalentformen erwartet. Gefunden wurden hier aber überwiegend Pflanzen mit Bivalenten. Die *flavens* · *flavens*-Kombination mit den Chromosomen $1 \cdot 4 + 2 \cdot 3$ als Bivalente ist sehr selten, weil die entsprechenden Pollenschläuche zugleich *s* enthalten und dadurch in zu geringer Anzahl zur Befruchtung gelangen. Ein solcher Ausfall kann aber auf das Spaltungsverhältnis Ring : Bivalent keinen Einfluß haben, wie bereits bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* gezeigt wurde. Da die *flavens* · *flavens*-Homozygoten selten sind, müssen die überschüssigen Bivalentpflanzen die ^{h}*franciscana* · ^{h}*franciscana*-Kombination, d. h. die Bivalente $1 \cdot 2 + 3 \cdot 4$ enthalten. Entsprechend dieser zytologischen Feststellung ergibt sich als Forderung für die genetische Betrachtung, daß bei der Aufspaltung von Merkmalen, die im Ring lokalisiert sind, die *franciscana*-Homozygoten überwiegen müssen. Da nun ^{h}*franciscana* und ^{h}*Hookeri* in den meisten Genen übereinstimmen, muß sich in der F_2 von *flavens* · ^{h}*franciscana* gegenüber *flavens* · ^{h}*Hookeri* eine Verschiebung der Zahlenverhältnisse feststellen lassen in dem Sinn, daß die Phänotypen, die der *Oe. franciscana* am nächsten kommen, häufiger sind als die *Hookeri*-Phänotypen in der entsprechenden Vergleichsaufzucht. Hierauf wird bei der Besprechung der einzelnen Spaltungen hingewiesen werden. Der Grund für den Ausfall der Ringformen kann aus der F_2 allein nicht erkannt werden. Die Ergebnisse der Rückkreuzungen werden dazu weitere Aufschlüsse geben. Die 3 n-Pflanzen fanden sich ausschließlich unter denen, die zuletzt gekeimt waren. Der hier beim Auszählen aufgefallene Typ, besonders große Pflanzen mit breiten bis mittelbreiten Blättern, die erst sehr spät zur Blüte kamen, trat unter denen, die früher gekeimt waren, nicht auf. Da von allen 60 Spätkeimern Knospen fixiert wurden, kann damit gerechnet werden, daß damit alle Triploiden erfaßt sind. Für die weitere genetische Betrachtung werden diese Pflanzen zunächst beiseite gelassen und gesondert behandelt. Die Zytologie dieser nicht erwarteten Triploiden (Konfigurationen, Paarung der Chromosomen usw.) konnte aus Zeitmangel im Rahmen der Massenuntersuchungen nicht bearbeitet werden. Es sei nur erwähnt, daß die Meiosis in besonders großen Knospen abläuft und Trivalentkonfigurationen auftreten.

anomala. Die Pflanzen mit verkümmertem Hauptsproß treten wieder auf (409 normal, 78 verkümmert), auch hier mit deutlicher Abweichung von einem Verhältnis 3 : 1.

undulata. Die beiden Brakteenformen (glatt und gewellt) kommen ebenfalls vor (354 : 133, für 3 : 1 ist $P = 0{,}3$—$0{,}2$).

Quantitative Merkmale. Für die Wuchshöhe (hoch und Zwerg), Blattfarbe (bläulichgrün, bis gelbgrün), für Länge und Breite der Brakteen (sehr schmal bis breit, laubblattähnlich) Breite der Blätter und Blütengröße sind zwar deutliche Unterschiede der Ausbildung vorhanden, die sich aber sehr schwer quantitativ erfassen lassen, wie schon bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* ausgeführt wurde. Bei einigen dieser Merkmale wurde doch eine Klasseneinteilung versucht Die Ergebnisse sind:

Blütengröße: 235 groß + mittel, 251 klein (Maße wie bei flavens · ^{h}*Hookeri*).

Blattbreite: breit 97, mittel 319, schmal 68, sehr schmal 3.

Brakteenbreite: breit 263, schmal 251.

Die Spaltung nach Länge der Brakteen wurde ebenfalls festgestellt, aber nicht ausgezählt.

deplanata. Die Form des Gipfels ist breit, abgeflacht (184 Pflanzen) oder spitz (*flava*-Typ) 232 Pflanzen. 71 Pflanzen waren zur genauen Bestimmung der Gipfelform schon zu weit abgeblüht.

Kelchblattspitzen. Die Form der Knospenspitzen schwankt zwischen sehr lang und dünn (134 Pflanzen), Mittelform (265 Pflanzen) und kurz-dick (87 Pflanzen).

Bei den Anthozyanmerkmalen ergibt sich eine Aufspaltung in den gleichen Eigenschaften wie bei *flavens* · ^{h}*Hookeri*, mit einigen durch die Unterschiede zwischen ^{h}*franciscana* und ^{h}*Hookeri* bedingten Abweichungen.

Punctata-sulfurea. Gelb getupft 470, *sulfurea* ungetupft 15, dazu je 2 Austauschpflanzen *sulfurea*-getupft und gelb-ungetupft. Der Ausfall an *sulfurea*-Pflanzen ist hier wesentlich größer als in der F_2 von *flavens* · ^{h}*Hookeri*. Es treten 3,08% *sulfurea*-blütige Pflanzen auf, gegen 7,85% bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* ($P_{hom} < 0{,}01$). Entweder ist die Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz zwischen *s* und $+^{s}$ hier also noch stärker als in der sonst sehr ähnlichen

Verbindung oder es wirken hier andere Einflüsse mit, die den Ausfall an *s/s*-Homozygoten vergrößern. Bei der weiteren Auswertung der Anthozyanmerkmale werden nur die getupften Pflanzen berücksichtigt.

Knospenfarbe. Die Knospenfarbe läßt alle Übergänge erkennen von ganz rot gefärbten Kelchblättern zu ganz grünen mit wenigen roten Tupfen. Die Klasseneinteilung ist hier schwierig, aber durchaus möglich. Rote Knospen 85, rote Knospen mit breiten grünen Streifen 51, rot und grün etwa gleichviel 188, grüne Knospen mit wenigen roten Flecken an der Basis der Kelchblätter 84, ganz grüne Knospen mit roten Tupfen 63 Pflanzen. Die wenigen Pflanzen mit ungetupften Stengeln (15) haben wie immer ganz grüne Knospen. Auffallend ist, daß bei der Mehrzahl der Pflanzen das Anthozyan sehr dunkel ist. Die Pflanzen sind hierin kaum von denjenigen der *flavens* · ^{h}*Hookeri*-Nachkommenschaft verschieden. Nur an 28 Pflanzen fand sich die typische blasse Färbung der *Oe. franciscana*. Bei grünen, getupften Knospen ist eine Unterscheidung natürlich nicht möglich, aber schon wenn nur wenige rote Flecken vorhanden sind, ist der Unterschied in der Intensität der Färbung deutlich erkennbar.

Stengelfarbe. Der Stengel ist grün bei 397, rot bei 90 Pflanzen. Das Rot ist etwas blasser als bei den Rotstengeligen der Nachkommenschaft *flavens* · ^{h}*Hookeri*.

Hypanthiumfarbe. Das Hypanthium ist meist grün, nur bei 24 Pflanzen war es deutlich rötlich (nicht rot) gefärbt.

Kapselstreifung. Fast die Hälfte der Pflanzen besitzt rotgestreifte Kapseln (221 gestreifte : 229 grüne).

Behaarung der Knospen. Die Behaarung der Knospen, die bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* ziemlich einheitlich war und daher nicht weiter bearbeitet wurde, weist charakteristische Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen auf. Die Länge der einzelnen Haare wechselt, ist aber an einer Pflanze konstant (lang 299 : kurz 185). Die Haare können, unabhängig von ihrer Länge, grob-borstig oder seidig-weich sein (178 : 288). Die Dichte der Behaarung, d. h. die Anzahl der Haare je Flächeneinheit, zeigt ebenfalls Differenzen, die aber nicht ausgewertet wurden. Zwei Pflanzen hatten ganz kahle Knospen, eine weitere auffallend lange Haare. Das Auftreten sowie die Seltenheit dieser Extremtypen spricht für Polygenie des Merkmals. Durch die Korrelationsuntersuchungen lassen sich mit Sicherheit 2 Loci für die Länge der Haare nachweisen, die *trichophora* und *hirsuta* benannt wurden, sowie 2 Loci, deren Allele auf die Haarstruktur einwirken, nämlich *sericea* (seidenhaarig) und *hispida*. Daneben kommen Drüsenhaare vor, kenntlich an den deutlich sichtbaren Köpfchen. Sie sind entweder so häufig, daß die Knospen wie mit feinen Tröpfchen besprengt erscheinen, oder fehlen fast vollständig. (Spaltung 341 : 112). Dieses Verhältnis entspricht mit $P = 0{,}9$—$0{,}8$ sehr gut einer Erwartung 3 : 1 für ein unifaktoriell spaltendes Merkmal mit Dominanz von „Drüsenhaare vorhanden" aus ^{h}*franciscana*, was den Verhältnissen entspricht, die von EMERSON (1929) an anderen *Oe. franciscana*-Kreuzungen festgestellt wurden. Benannt wurde dieses Gen *Adenocalyx* (= drüsenkelchig), Symbole $Ade/+^{Ade}$.

c) Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. Die Betrachtung der Korrelationen zwischen je 2 Merkmalen ergibt gegenüber *flavens* · ^{h}*Hookeri* insofern eine Erweiterung, als einige Merkmale neu hinzugenommen wurden und außerdem durch das Vorliegen eines weiteren unifaktoriell spaltenden Merkmals mit ungestörten Spaltungszahlen, *Adenocalyx*, eine genauere Untersuchung der zugehörigen Koppelungsgruppe möglich ist.

1. Korrelationen zwischen bereits bekannten Faktoren. Für die erste Koppelungsgruppe (*s*-Gruppe) sind die Ergebnisse, die auf dem gleichen Weg wie bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* gewonnen wurden, in den folgenden Zusammenstellungen aufgeführt. Es besteht danach eine gesicherte Abhängigkeit in der Rekombination zwischen den Merkmalen Chromosomenkonfiguration, Blütenfarbe, Gipfelform, Stengeltupfung, Blütengröße, Knospenstreifung, Kapselstreifung, Stengelfarbe und Form der Kelchblattspitzen. Gene für diese Merkmale können daher, in Übereinstimmung mit den Befunden an *flavens* · ^{h}*Hookeri* der ersten Koppelungsgruppe zugewiesen werden. Über Einzelheiten, die aus den Tabellen nicht ohne weiteres verständlich sind, ist folgendes zu sagen.

Zwischen *P* und *s* ist die Koppelung wie immer sehr eng. Beobachtet wurden 4 Austauschpflanzen, je 2 gelb-ungetupft und *sulfurea*-getupft, neben 470 gelb-getupft und 15 *sulfurea*-ungetupft. Entsprechend der Erwartung bei der bekannten Lage von *s*–*P* im Ring-Chromosomenende 3 haben die wenigen ungetupften Pflanzen alle 7 Bivalente. Die eine gelbblütige, ungetupfte Pflanze, deren Konfiguration bestimmt wurde, ist also mit großer

Wahrscheinlichkeit aus den Gameten *flavens* $2 \cdot 3 + {}^{P}s \times$ *flavens* $2 \cdot 3 + {}^{P} + {}^{s}$ entstanden. Die Beteiligung von 2 Austauschgameten kann als zu unwahrscheinlich ausgeschlossen werden. Die eine der auftretenden *sulfurea*-getupften Pflanzen besaß einen Viererring, entstand also aus den Gameten *h franciscana* $4 \cdot 3\ Ps \times$ *flavens* $2 \cdot 3 + {}^{P}s$. Jede andere, an sich mögliche Erklärung verlangt zu viele crossing-over-Vorgänge auf einer sehr kleinen Strecke mit bekannt geringem Austausch.

Eine breitgipflige Pflanze mit Viererring ist mit Sicherheit als Austauschindividuum zu bestimmen, wobei das *flavens*-Chromosom $2 \cdot 3$ das Chromosomenstück mit dem Allel *de* von *franciscana* übernommen hat. In den beiden Klassen der Spitzgipfligen sind natürl ch ebenfalls crossing-over-Individuen enthalten, die hier nur nicht als solche erkennbar sind.

Die Korrelation zwischen Blütengröße und Knospenfärbung zeigt die gleichen Verhältnisse wie bei *flavens* · *h Hookeri*. Die Klasse „grüne Knospen + große Blüten" ist hier, entsprechend dem größeren Ausfall an *flavens*-Homozygoten, schwächer vertreten, die Austauschklasse „grüne Knospen + kleine Blüten" tritt dagegen in größerer relativer Häufigkeit auf als bei *flavens* · *h Hookeri*. Hieraus kann geschlossen werden, daß durch einen Austausch zwischen *Su* und *str* der erstere Locus zugleich von *s* getrennt wird, so daß die Austauschgonen die Konstitution $+ {}^{Su} + {}^{str}s$ und *Su str* $+ {}^{s}$ besitzen. In diesen wird *Su* nicht mehr von der Unterlegenheit von *s* gegen $+ {}^{s}$ in der Pollenschlauchkonkurrenz betroffen, an Stelle der Benachteiligung tritt eine Bevorzugung. Die Loci *str* und *s–P* müssen sehr dicht beisammen liegen und eine Lokalisierung von *Su* zwischen ihnen ist ausgeschlossen, da in diesem Fall bei einem crossing-over zwischen *Su* und *str* die Gonen *str–Su–s* und $+ {}^{str} + {}^{Su} + {}^{s}$ entstehen müßten, d. h. ein Austausch zwischen *Su* und *str* nicht die Benachteiligung von *Su* in der Pollenschlauchkonkurrenz aufheben könnte. Die Reihenfolge ist also entweder *Su–str–s* oder *Su–s–str*. Da *Su* mit großer Wahrscheinlichkeit in einem anderen Chromosomenschenkel liegt als *s* (Harte 1942), andererseits aber die Lage von *s–P* zur Chromosomenmitte bekannt ist (Oehlkers 1940), ist hiermit zugleich die Anordnung in bezug auf den Translokationspunkt gegeben: *Su–T–P–s–str* oder *Su–T–str–P–s*.

Die Pflanzen mit rotgestreiften Kapseln haben alle nur Bivalente (Homozygote!). Unter den getupften Pflanzen mit grünen Kapseln kommen beide Konfigurationen vor. Die rote Kapselstreifung erweist sich also als rezessiv. Einer solchen Annahme scheint zunächst die große Anzahl der „Gestreiften" zu widersprechen. Die Häufigkeit der Rezessiv-Homozygoten findet aber ihre Erklärung darin, daß dies die *franciscana*-Formen sind, die bei einer Koppelung mit der Konfiguration und $+ {}^{s}$ durch die Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz in zu großer relativer Häufigkeit auftreten müssen (vgl. darüber bei *flavens* · *h Hookeri* und Einleitung zu diesem Abschnitt). Die Korrelation der Kapselstreifung mit der Knospenfarbe ist sehr eng, und zwar kommen rote Knospen mit gestreiften Kapseln und grüne Knospen mit grünen Kapseln meist zusammen vor. Alle anderen Kombinationen sind jedoch auch vertreten, so daß Pleiotropie eines Gens in dem Sinn, daß ein Allel sowohl rote Knospen wie Kapselstreifung hervorruft, nicht vorliegen kann.

Für die Länge der Kelchblattspitzen ergibt sich aus den Korrelationskoeffizienten eindeutig die Lage des Locus *Acrosepala* nahe an *Su*, also im Chromosomenschenkel 2. Die Kombination von Form der Kelchblattspitzen mit der Konfiguration ergibt, daß die Mittel-

		Gipfel		$r \pm f$
		breit	spitz	
Konfiguration	Bivalente	57	22	$0{,}506 \pm 0{,}076$
	Viererring	1	15	

		Blüte		$r \pm f$
		groß + mittel	klein	
Konfiguration	Bivalente	31	49	$0{,}377 \pm 0{,}087$
	Viererring	15	2	
Gipfel	spitz	135	96	$0{,}324 \pm 0{,}042$
	breit	53	131	

form und die Pflanzen mit kurz-dicken Spitzen fast ausschließlich Bivalente aufweisen. Die zunächst naheliegende Deutung der Mittelformen als Heterozygoten ist daher nicht haltbar, da sie dann vorwiegend einen Viererring enthalten sollten. Durch ihre Konfiguration weisen sie sich als Homozygote aus, bei denen die Form der Kelchblattspitzen durch die Wirkung eines Modifikators verändert wurde. Dies ist eine Bestätigung des Befundes aus *flavens* · ^{h}*Hookeri* über die bifaktorielle Bedingtheit des Merkmals.

		Knospen					$r \pm f$
		stark rot	schwach rot	mittel	wenig rot	grün	
Konfiguration	Bivalente	17	1	38	9	15	0,530 ± 0,075
	Viererring	—	—	7	4	6	
Gipfel	breit	48	18	78	23	17	0,248 ± 0,047
	spitz	24	23	88	49	48	
Blüte	groß + mittel	62	18	80	34	40	0,187 ± 0,045
	klein	23	33	108	50	37	

		Kapseln		$r \pm f$
		rot-gestreift	grün	
Konfiguration	7 Bivalente	31	41	0,348 ± 0,093
	Viererring, 5 Bivalente	—	16	
Gipfel	spitz	91	123	0,130 ± 0,050
	breit	101	79	
Blüte	groß + mittel	71	157	0,324 ± 0,042
	klein	150	86	
Knospe	rot	57	26	0,329 ± 0,041
	schwach rot	37	13	
	mittel	90	93	
	wenig rot	28	49	
	grün	9	47	

		Stengel		$r \pm f$
		rot	grün	
Gipfel	spitz	25	198	0,297 ± 0,045
	breit	65	115	
Blüte	groß + mittel	15	208	0,300 ± 0,042
	klein	75	172	
Kapsel	gestreift	60	161	0,201 ± 0,045
	grün	26	203	
Konfiguration	Bivalent	17	58	0,106 ± 0,103
	Viererring	2	15	
Knospe	rot	13	72	0,082 ± 0,046
	schwach rot	17	34	$P_{hom} < 0,01$
	mittel	43	145	
	wenig rot	12	72	
	grün	5	58	

2. Korrelationen mit der Brakteenbreite. Für die Breite der Brakteen und die Konfiguration ist die Korrelation gesichert. Die Pflanzen mit breiten Brakteen haben fast alle nur Bivalente, sind also die Homozygot-Rezessiven *(latifolia)*. Unter denen mit schmalen

Brakteen sind Pflanzen mit Bivalenten und Ringen vertreten. Die Brakteenbreite rekombiniert nicht frei mit der Gipfelform. Unter den Pflanzen mit schmalen Brakteen sind im Verhältnis mehr spitzgipflige vorhanden als unter denen mit breiten Brakteen. Zwischen Brakteenbreite und Blütengröße läßt sich eine sehr deutliche Korrelation nachweisen. Geringer, aber doch gesichert ist diese mit der Kapselstreifung, der Stengelfarbe und der Form der Knospenspitzen. Bevorzugt sind dabei die Kombinationen von breiten Brakteen mit

		Kelchblattspitzen			$r \pm f$
		lang-dünn	mittel	kurz-dick	
Konfiguration	Bivalente	14	48	18	$0{,}290 \pm 0{,}093$
	Viererring	10	5	2	
Gipfel	spitz	99	101	32	$0{,}288 \pm 0{,}045$
	breit	23	119	42	
Blüte	groß + mittel	108	103	23	$0{,}525 \pm 0{,}033$
	klein	26	162	63	
Stengel	rot	18	57	15	$0{,}046 \pm 0{,}046$
	grün	109	205	67	
Kapsel	gestreift	42	131	48	$0{,}208 \pm 0{,}045$
	grün	82	120	26	

kleinen Blüten, gestreiften Kapseln, rotem Stengel und kurzen oder mittleren Knospenspitzen. Das Allel für breite Brakteen, *latifolia*, dürfte demnach aus *Oe. franciscana* stammen, für schmale Brakteen $+^{lat}$ aus *flavens*. Zur Verteilung der Knospenfarbe besteht keine Beziehung. Eine geringe Abhängigkeit ist jedoch darin zu erkennen, daß unter den Pflanzen mit grünen Knospen viel weniger mit breiten Brakteen sind als mit schmalen, während in den anderen Farbklassen beide Brakteenformen ungefähr gleich häufig sind.

		Brakteen		$r \pm f$
		breit	schmal	
Konfiguration	Bivalente	54	26	$0{,}429 \pm 0{,}083$
	Viererring	2	15	
Gipfel	spitz	113	119	$0{,}116 \pm 0{,}048$
	breit	111	73	$P_{hom} = 0{,}02-0{,}01$
Blüte	groß + mittel	70	164	$0{,}302 \pm 0{,}041$
	klein	165	86	
Kapsel	gestreift	119	102	$0{,}159 \pm 0{,}045$
	grün	87	142	
Stengel	rot	61	29	$0{,}195 \pm 0{,}044$
	grün	164	218	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	48	86	
	mittel	143	122	$0{,}122 \pm 0{,}045$
	kurz-dick	45	42	
Knospe	rot	41	44	
	schwach rot	23	28	
	mittel	94	94	$0{,}047 \pm 0{,}046$
	wenig rot	48	36	
	grün	19	44	

3. Korrelationen mit der Behaarung der Knospen. Die Länge der Behaarung zeigt freie Rekombination mit der Konfiguration ($r = 0{,}039 \pm 0{,}103$), Gipfelform ($0{,}060 \pm 0{,}049$), Kapselstreifung ($0{,}055 \pm 0{,}046$) und Stengelfarbe ($0{,}044 \pm 0{,}047$). Eine Korrelation liegt dagegen vor mit den Merkmalen Knospenfarbe, Blütengröße, Form der Kelchblattspitzen und Breite der Brakteen. Bevorzugt sind die Kombinationen von langen Haaren mit roten Knospen, großen Blüten, langen Kelchblattspitzen und schmalen Brakteen. Nach den bisherigen

Feststellungen ist diese Zusammenstellung der Korrelationen unerwartet. Zunächst muß ein Gen der Koppelungsgruppe zugewiesen werden, die Knospenfarbe und Blütengröße in der Weise beeinflußt, daß rote Knospen und große Blüten zusammentreffen und dann mit „langen Haaren" *(trichophora)* gekoppelt sind. Da es sich dabei mit großer Wahrscheinlichkeit um die *co*-Gruppe handelt, ist dieser hiermit ein weiterer Locus zugewiesen. Die genannten Allele stammen aus *h franciscana*, die *flavens*-Allele bestimmen daher Knospen mit wenig Anthozyan, kleinen Blüten und kurzen Haaren $+^{uni}$ *co* $+^{trich}$. Auf Grund des Phänotyps der *Oe. franciscana* ist zu erwarten, daß der Komplex *h franciscana* ein anderes Allel für kurze Haare enthält, das über $+^{trich}$ epistatisch ist *(hirsuta,* $+^{hir}$ in *h franciscana)*. Über die Lage dieses Gens kann erst nach Untersuchung der Korrelationen mit weiteren Merkmalen etwas ausgesagt werden. Eines dieser beiden Gene muß mit Loci für Kelchblattspitzenlänge und Brakteenbreite derart gekoppelt sein, daß lange Haare mit „langdünn" und „schmal" zusammentrifft. Dies könnte die *s*-Gruppe sein, wenn nicht die anscheinend freie Rekombination mit Konfiguration und Gipfelform hier Vorsicht gebieten würde. Der Schluß auf eine Koppelung Kelchblattspitzenform + Brakteenbreite auf Grund der gleichartigen Korrelation mit der Behaarung ist aber nicht unbedingt erforderlich, sondern es können auch zwei getrennte Koppelungsgruppen vorliegen, von denen die eine Gene für Kelchblattspitzenform und Behaarung, die andere für Brakteenbreite und Behaarung enthält.

		Haare		$r \pm f$
		lang	kurz	
Knospe	dunkelrot	70	15	0,315 ± 0,042
	schwach rot	41	10	
	mittel	121	66	
	wenig rot	36	48	
	grün	24	38	
Blüte	groß	162	71	0,152 ± 0,094
	klein	137	113	
Kelchblatt-spitzen	lang	92	41	0,166 ± 0,044
	mittel	170	95	
	kurz — dick	37	49	
Brakteen	breit	125	109	0,166 ± 0,044
	schmal	174	76	

Die Betrachtung des zweiten Behaarungsmerkmals (borstig : seidig-weich) ergibt ähnlich komplizierte Verhältnisse. Zunächst zeigt sich eine deutliche Korrelation mit der Konfiguration. Die Pflanzen mit weicher Behaarung haben vorwiegend Bivalente, wodurch sich ein diese Eigenschaft bedingendes Allel als rezessiv erweist (*sericea* = seidig behaart) und der Locus den Ringchromosomen zugesprochen werden kann und somit zur *s*-Gruppe gehört. Es sind nur 4 Pflanzen mit grober Behaarung und zugleich 7 Bivalenten vorhanden. Eine enge Korrelation besteht auch mit anderen Merkmalen, die durch Gene der *s*-Gruppe beeinflußt werden. Die bevorzugten Merkmalszusammenstellungen weisen auf eine Herkunft *flavens*-grobhaarig und *h franciscana*-feinhaarig. Grobe, borstige Behaarung trifft zusammen mit spitzem Gipfel, langen Kelchblattspitzen, großen Blüten, grünen Knospen. Außerdem besteht eine geringe, aber deutliche Abhängigkeit von der Länge der Haare in der Weise, daß lang mit borstig und kurz mit weichhaarig zusammentrifft. Der Locus *sericea* muß also der *s*-Koppelungsgruppe zugewiesen werden, während wahrscheinlich eine weitere Anlage für Struktur der Haare in einer Koppelungsgruppe vorhanden ist, die zugleich ein Gen für Haarlänge enthält.

4. Korrelationen mit dem Merkmal „drüsig behaart". Die Untersuchung der Korrelationen mit der Drüsenbehaarung ist besonders wichtig, weil hier ein unifaktoriell spaltendes Merkmal vorliegt. Der Korrelationskoeffizient mit der Konfiguration ist wegen des großen mittleren Fehlers nicht gesichert ($r = 0{,}265 \pm 0{,}100$; $P_{r=0} = 0{,}02$—$0{,}01$). Der hohe Wert von r kann als Zufallsergebnis angesehen werden, da mit allen anderen der *s*-Gruppe zugewiesenen Genen und besonders mit *de* gesichert freie Rekombination

besteht. Die Korrelationskoeffizienten mit Gipfelform, Form der Kelchblattspitzen, Blattbreite, Kapselstreifung liegen alle unter 0,1. Eine deutliche Beziehung besteht zur Blütengröße, wobei aber die Bevorzugung der Kombination des *franciscana*-Merkmals „drüsenhaarig" *(Adenocalyx)* mit großen Blüten einen Hinweis darauf gibt, daß hier nicht eine Koppelung mit *Su*, dem Blütengrößefaktor der *s*-Gruppe, sondern mit *co* vorliegt, dessen Allel für große Blüten aus *hfranciscana* stammt. Damit stimmt überein, daß in der Kombination mit der Knospenfarbe die Zusammenstellung rote Knospen + Drüsenhaare etwas bevorzugt scheint, wenn auch die Korrelation nur schwach gesichert ist. Entsprechend der Feststellung, daß ein Gen *trichophora* für Länge der Haare mit *Co* gekoppelt ist, findet sich auch eine Korrelation zwischen diesem Merkmal und Ausbildung von Drüsenhaaren mit Bevorzugung der Klassen lange Haare + Drüsenhaare und reziprok. Auch mit der Haarstruktur läßt sich eine Koppelung nachweisen,

		Haare		$r \pm f$
		grob-borstig	seidig-weich	
Gipfel	spitz	93	120	0,196 ± 0,048
	breit	45	136	
Kelchblatt-spitzen	lang	83	48	0,342 ± 0,041
	mittel	83	177	
	kurz	14	63	
Blüte	groß	154	63	0,621 ± 0,028
	klein	26	224	
Knospenfarbe	dunkelrot	32	41	0,240 ± 0,044
	schwach rot	16	37	
	mittel	59	123	
	wenig rot	29	55	
	grün	36	26	
Haare	lang	122	163	0,115 ± 0,046
	kurz	57	125	
Konfiguration	7 Bivalente	4	59	0,432 ± 0,084
	Viererring, 5 Bivalente	13	19	

wobei grob-borstige Haare mit Drüsenhaaren zusammentreffen. Dieser letzte Befund ermöglicht die Zuweisung eines 2. Gens für Struktur der Haare, dessen Vorhandensein schon vermutet wurde, zur *Co*-Gruppe. Das Allel für borstige Haare *(hispida)* muß dabei auf Grund des bevorzugten Zusammentreffens mit Drüsenhaaren aus *Oe. franciscana* stammen, während ein entsprechendes Allel für feine Behaarung in *flavens* enthalten sein muß. Hiermit erklärt sich auch der auffallend große Korrelationskoeffizient der Haarstruktur mit der Blütengröße, der dadurch entsteht, daß 2 Koppelungsgruppen vorhanden sind, in denen jedesmal Allele für große Blüten und grobborstige Behaarung und entsprechend für kleine Blüten und feine Behaarung zusammenliegen *(Su* $+^{ser}/+^{Su}$*ser* und *Co* $+^{his}$*/co his)*, also zwei Koppelungen die Spaltung in gleicher Richtung beeinflussen. Mit der Stengelfarbe besteht ein deutlicher Zusammenhang (bevorzugt Drüsenhaare + grüner Stengel), der nur in der Weise gedeutet werden kann, daß *hfranciscana* ein Allel für grünen Stengel enthält *(virescens)*, während das *flavens*-Allel zwar nicht rote Stengelepidermis bewirkt, aber diese ermöglicht, wenn andere Gene hierfür anwesend sind $(+^{vir})$. Aus dieser Differenz gegenüber *hHookeri* erklärt sich auch die geringere Häufigkeit der Rotstengeligen in der F_2 im Vergleich mit *flavens* · *hHookeri*. Außerdem wird deutlich, warum die Korrelation zwischen Knospenfarbe und Stengelfarbe nicht eindeutig war, da in der einen Koppelungsgruppe ein Rot-, in der anderen ein Grün-Allel der Stengelfärbungsgene mit „rote Knospen" zusammentrifft (*str rub*/$+^{str}$ $+^{rub}$ und *uni vir*/$+^{uni}+^{vir}$). Die Korrelation mit der Brakteenbreite beweist die Anwesenheit eines Gens für dieses Merkmal in der *Co*-Gruppe, mit Herkunft des Schmalblattfaktors (*angustilobis*, *lob*/$+^{lob}$) aus *hfranciscana*. Hieraus ist auch die geringe

Korrelation zwischen Brakteenbreite und Knospenfarbe zu verstehen, da die Koppelungen *P–str–lat* und *uni-lob* einander entgegenwirken.

		Drüsenhaare		$r \pm f$
		vorhanden	fehlend	
Blüte	groß	183	28	$0{,}263 \pm 0{,}042$
	klein	156	89	
Knospe	dunkelrot	64	11	$0{,}108 \pm 0{,}047$
	schwach rot	43	10	$P = 0{,}03-0{,}02$
	mittel	128	51	
	wenig rot	56	28	
	grün	40	13	
Brakteen	schmal	198	33	$0{,}258 \pm 0{,}044$
	breit	143	83	
Haare	lang	223	58	$0{,}121 \pm 0{,}046$
	kurz	118	54	
Behaarung	borstig	162	10	$0{,}343 \pm 0{,}041$
	weich	179	102	
Stengel	rot	27	29	$0{,}245 \pm 0{,}040$
	grün	293	76	

5. Korrelation mit der Blattbreite. Die Blattbreite ist von der Konfiguration unabhängig, zeigt aber eine deutliche, wenn auch geringe Korrelation mit der Gipfelform, mit Bevorzugung der Kombinationen von breiten und mittelbreiten Blättern mit spitzem Gipfel und schmalen Blättern mit flachem Gipfel. Hieraus ergibt sich, daß ein Schmalblattfaktor *angustifolia* den Chromosomen des Viererringes zugewiesen werden muß. Der Locus muß im gleichen Chromosomenschenkel wie *de* liegen und zwar ziemlich nahe dem Ende, da die Koppelung mit dem Translokationspunkt sehr locker ist. Eine Korrelation mit weiteren Merkmalen ist ebenfalls vorhanden in der Weise, daß breite Blätter zusammentreffen mit breiten Brakteen, langen Kelchblattspitzen und rotgestreiften Kapseln. Die Bevorzugung der letzteren Kombination ist dabei unerwartet, weil bisher immer die den *flavens*-Allelen entsprechenden Eigenschaften mit „grünen Kapseln" zusammen auftraten. Die Blattbreite

		Blatt			$r \pm f$
		breit	mittel	schmal	
Gipfel	spitz	55	158	18	$0{,}125 \pm 0{,}041$
	breit	35	117	32	
Kapsel	gestreift	64	138	19	$0{,}211 \pm 0{,}045$
	grün	30	157	39	
Brakteen	breit	66	141	29	$0{,}163 \pm 0{,}044$
	schmal	31	178	39	
Kelchblatt-spitzen	lang	33	90	11	$0{,}155 \pm 0{,}044$
	mittel	56	167	39	
	kurz	8	61	18	

und Kapselstreifung sind nun beide polymer bedingt. Aus den später zu besprechenden Kreuzungen geht hervor, daß *flavens* eine Anlage für rote Kapselstreifung *(erythrocarpa)* enthält, die normalerweise wegen der Anwesenheit von „grünen Kapseln" ($+^{vit}$) in *flavens* nicht zur Auswirkung kommt, bei Kreuzungen aber herausspaltet und nicht im Ring lokalisiert sein kann. Die Korrelation mit der Blattbreite ergibt, daß sie dem Chromosom 7 · 8 zugewiesen werden muß, das in *flavens* den Breitblattfaktor *B* enthält. Die Korrelation von Blatt- und Brakteenbreite braucht nicht unbedingt auf Koppelung zu beruhen, kann vielmehr auch als Ursache Polyphänie eines Gens haben, worüber sich aber auf Grund des vorliegenden Materials keine Entscheidung fällen läßt. *flavens* enthält demnach min

destens zwei Anlagen, die breite Blätter verursachen (*B* und $+^{ang}$), ^{h}*franciscana* die entsprechenden Allele für schmale Blätter ($+^{B}$ und *ang*). Mit allen anderen bisher besprochenen Merkmalen liegt freie Rekombination vor.

6. Korrelationen mit der Wuchshöhe. Die Wuchsform (hoch- und niederwüchsig) zeigt eine deutliche Korrelation nur mit den Merkmalen Blattbreite, Brakteenbreite und Blütengröße. Zur Konfiguration besteht keine gesicherte Beziehung ($r = 0{,}125 \pm 0{,}109$). Die zwergwüchsigen Pflanzen haben bevorzugt schmale Brakteen, große Blüten, schmale und mittelbreite Blätter; die 3 Pflanzen mit extrem schmalen Blättern sind alle niedrig. Aus diesen Ergebnissen folgert, daß die Wuchsform ebenso wie die 3 anderen Merkmale polygen bedingt ist. Beide Komplexe müssen Faktoren für niedrigen Wuchs enthalten, die aus der Nachkommenschaft des Bastards herausspalten. Die Sammelklasse „niedriger Wuchs" enthält daher die verschiedensten Genotypen, deren Korrelationen mit anderen Merkmalen sich überschneiden und nur bei sehr enger Koppelung sichtbar werden.

		Wuchs		$r \pm f$
		hoch	niedrig	
Blatt	breit	83	7	0,291 ± 0,045
	mittel	187	75	
	schmal	27	29	
Brakteen	breit	151	27	0,245 ± 0,046
	schmal	146	87	
Blüte	groß + mittel	124	76	0,228 ± 0,047
	klein	173	37	

7. Korrelationen mit anomala und undulata. Das Merkmal „verkümmerter Hauptsproß" zeigt eine freie Spaltung mit der Konfiguration ($r = 0{,}059 \pm 0{,}101$) und der Gipfelform ($0{,}066 \pm 0{,}049$). Eine deutliche Korrelation besteht dagegen mit der Länge der Behaarung, Brakteenbreite, Form der Knospenspitzen, Stengelfarbe und Knospenfarbe. Die bevorzugten Kombinationen sind verkümmerter Sproß mit breiten Brakteen, kurzen Haaren, grünem Stengel und grünen Knospen (einschließlich Mittelfarben). Auf Grund der Ergebnisse von *flavens* · ^{h}*Hookeri* wurde der Locus *ano* bereits dem Chromosom 13 · 14 zugewiesen. Die gefundene Bevorzugung bestimmter Merkmalskombinationen entspricht der Erwartung bei Zugehörigkeit des Locus *anomala* zur *Co*-Gruppe. Die geringe Häufigkeit der rotstengeligen Pflanzen unter denen mit verkümmertem Hauptsproß kann auf äußeren Ursachen beruhen (geringe Besonnung der niederen verkümmerten Pflanzen, und dadurch geringere Ausbildung des Anthozyans).

		Hauptsproß		$r \pm f$
		normal	verkümmert	
Haare	lang	274	25	0,257 ± 0,042
	kurz	134	51	
Brakteen	breit	180	56	0,204 ± 0,043
	schmal	229	22	
Stengel	rot	87	3	0,154 ± 0,045
	grün	316	66	
Knospe	rot	79	6	0,148 ± 0,045
	schwach rot	45	6	
	mittel	165	23	
	wenig rot	68	16	
	grün	45	18	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	117	17	0,156 ± 0,044
	mittel	232	33	
	kurz-dick	59	28	

Mit der Blütengröße, Haarstruktur und Drüsenbehaarung sind die Korrelationskoeffizienten auffallend gering ($r < 0{,}07$). Die gemeinsame Koppelung mit mehreren anderen Genen zeigt aber, daß hier 50% crossing-over vorliegen muß. Da nun der Austausch zwischen *Co* und der Kommissur bereits 50% beträgt, ist es wahrscheinlich, daß der Locus *anomala* nicht im gleichen Chromosomenschenkel wie *Co* liegt, während die Loci *Adenocalyx* und *hispida* schon durch ihre enge Korrelation mit der Blütengröße ihre Lage in der Nähe von *Co* anzeigten, so daß der hohe Austauschwert mit allen 3 Loci durchaus der Erwartung entspricht.

Für das Merkmal „gewellte Brakteen" liegt in Verbindung mit der Gipfelform ($r = 0{,}025 \pm 0{,}049$) und der Konfiguration ($0{,}081 \pm 0{,}101$) freie Rekombination vor, ebenso mit der Drüsenbehaarung ($r = 0{,}055 \pm 0{,}047$). Eine sehr enge Beziehung besteht zur Kapselstreifung, Blütengröße, Blattbreite, Stengelfarbe, Brakteenbreite und Behaarung. Mit der Knospenfarbe liegt eine nicht-homogene Verteilung vor, die sich aber nicht im Korrelationskoeffizienten ausdrückt.

		Brakteen		$r \pm f$
		normal	gewellt	
Kapsel	gestreift	126	95	$0{,}357 \pm 0{,}041$
	grün	203	26	
Blüte	groß	206	28	$0{,}315 \pm 0{,}041$
	klein	146	105	
Blatt	breit	51	46	$0{,}255 \pm 0{,}042$
	mittel	238	81	
	schmal	62	6	
	sehr schmal	3	—	
Stengel	rot	45	45	$0{,}247 \pm 0{,}043$
	grün	298	84	
Knospe	rot	71	14	$0{,}042 \pm 0{,}046$
	schwach rot	22	29	$P_{hom} < 0{,}01$
	mittel	149	39	
	wenig rot	55	29	
	grün	45	18	
Brakteen	breit	150	86	$0{,}191 \pm 0{,}044$
	schmal	204	47	
Behaarung	lang	231	68	$0{,}135 \pm 0{,}044$
	kurz	120	65	

Zu bemerken ist, daß das Merkmal gewellte Brakteen an Pflanzen mit sehr schmalen Blättern und Brakteen nur schwer zu erkennen ist, wie bei der Besprechung der Einzelspaltungen dargelegt wurde. Hierdurch kommt eine Ungenauigkeit in die Auszählung hinein, durch die eine Korrelation des Merkmals mit breiten Blättern und breiten Brakteen entsteht, die das Bestehen einer Koppelung mit diesen Genen vortäuscht und als Folge davon auch mit den Merkmalen, deren Anlagen mit den beiden genannten gekoppelt sind. Von den Korrelationen sind daher in diesem Fall nur die für eine Koppelungsuntersuchung brauchbar, die soweit unterhalb der Grenze der Sicherung liegen, daß das Nichtbestehen einer Beziehung gesichert ist. Es kann also eindeutig festgestellt werden, daß der Locus *undulata* nicht zur *s*-(Ring-) Gruppe gehört.

In der F_2 von *flavens* · *Hookeri* treten die Eigenschaften verkümmerter Hauptsproß und gewellte Brakteen fast immer zusammen auf, so daß sie nur getrennt protokolliert wurden, wenn eine normale Pflanze ebenfalls gewellte Brakteen hatte. In *flavens* · *franciscana* dagegen sind die Zusammenhänge nicht so deutlich, wohl auf Grund der größeren Variabilität der Ausbildung des *anomala*-Merkmals, so daß hier keine Anhaltspunkte für eine Lokalisation des Gens *undulata* gewonnen werden können. Die Lage ist nach allem wahrscheinlich in der gleichen Koppelungsgruppe wie *ano*, ohne daß hierfür eine Sicherung gegeben werden könnte.

8. Rekombination mit seltenen Merkmalen. Es sind jetzt noch die 2 Merkmale zu besprechen, bei denen eine Korrelationsberechnung unmöglich ist wegen der sehr geringen Individuenzahl einer Klasse. Es ist dies zunächst die Eigenschaft „rötliches Hypanthium". Fast alle Pflanzen mit diesem Merkmal haben breite Gipfel und rotgestreifte Kapseln, kleine Blüten, kurze-dicke Kelchblattspitzen. Die Kombination mit ganz roten Knospen ist eindeutig bevorzugt. Pflanzen mit wenig Anthozyan an den Kelchblättern haben durchweg grünes Hypanthium. Zur Spaltung aller anderen Merkmale besteht keine Beziehung. Die Seltenheit des Merkmals deutet auf polymere Vererbung hin. Die gefundenen Beziehungen zu bestimmten anderen Merkmalen lassen vermuten, daß eines dieser Gene der Ring-Gruppe angehört, wobei das Allel „rötlich" aus *h franciscana* stammen würde, da die Eigenschaft bevorzugt mit *franciscana*-Eigenschaften zusammen auftritt. Dies stimmt mit den Ergebnissen der Untersuchung von *flavens* · *h Hookeri* überein, wo die Lage eines Gens *tubocolorata* im Ring nachgewiesen werden konnte. Das Allel tub_{f_r} aus *h fransiscana* ist aber wahrscheinlich nicht identisch mit dem aus *h Hookeri*, da hier die Intensität der Färbung nicht gleich ist. Auch die übrigen Anlagen für die Hypanthiumfärbung in *Oe. franciscana* müssen von den entsprechenden Allelen in *Oe. Hookeri* abweichen, da außer der blasseren Färbung noch eine größere Seltenheit der Pflanzen mit rotem Hypanthium festzustellen ist.

		Hypanthium	
		rötlich	grün
Gipfel	spitz	1	231
	breit	20	164
Kapsel	gestreift	17	204
	grün	7	237
Blüte	groß + mittel	2	232
	klein	22	229
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	1	133
	mittel	12	253
	kurz-dick	11	76
Knospe	dunkelrot	15	70
	schwach rot	2	49
	mittel	7	181
	wenig rot	—	84
	grün	—	78

Das zweite dieser Merkmale ist die blasse Ausfärbung des Anthozyans. Hier ist mit fast allen übrigen Eigenschaften die Spaltung unter den Pflanzen mit dunklem Anthozyan die gleiche, wie unter denen mit blasser Färbung. Nur zur Blütengröße läßt sich eine Beziehung feststellen. Fast alle „blassen" Pflanzen haben große Blüten. Es hat den Anschein, daß unter den Pflanzen mit ganz rotgefärbten Knospen im Verhältnis mehr mit blassem Anthozyan sich befinden als unter denen mit kleineren gefärbten Zonen. Da die Allele für „blasse Färbung" sicher aus *Oe. franciscana* stammen und dieser Komplex in der *co*-Koppelungsgruppe Allele für große Blüten und dunkelrote Knospen enthält, könnten die hier gefundenen Beziehungen zu diesen beiden Eigenschaften im Sinne einer Zuordnung eines Gens *diluta* (blasses : dunkles Anthozyan) zu dieser Koppelungsgruppe gedeutet werden. Eine sichere Entscheidung kann wegen der Seltenheit des Phänotyps „blasses Anthozyan" nicht getroffen werden. Mit Sicherheit kann gesagt werden, daß eine Differenz in nur einem Allel nicht die Ursache für die Farbunterschiede zwischen *Oe. Hookeri* und *franciscana* sein kann, da in der Nachkommenschaft von *h Hookeri* · *h franciscana* alle Übergänge zwischen den Elternformen vorkommen, was nur durch Polymerie des Merkmals zu erklären ist.

		Anthozyan	
		dunkel	blaß
Blüte	groß + mittel	201	22
	klein	241	6
Knospe	dunkel + schwach rot	118	18
	mittel + wenig rot	262	10

d) Weitere Kreuzungen. 1. Rückkreuzung. An Rückkreuzungen liegt nur *Oe. (suaveolens sulfurea* × *franciscana* DE VRIES) *flavens* · *h franciscana* × *franciscana* DE VRIES vor. Die Anzahl der tauben Samen ist äußerst gering (5%). Aufgezogen wurden 46 Pflanzen. Alle sind hochwüchsig, mit gelben Blüten und getupftem Stengel. Zu erwarten ist eine Aufspaltung in allen Merkmalen, für die aus den Ergebnissen der F_2 geschlossen wurde, daß *Oe. franciscana* der rezessive Elter ist, was für den größten Teil der analysierten Merkmale

zutrifft. Wegen der geringen Individuenzahl ist eine ausführliche statistische Bearbeitung nicht möglich, nur vereinzelte Befunde können gesichert werden. Es findet sich aber an keiner Stelle ein Widerspruch zu den Resultaten, die aus der F_2 gewonnen wurden.

Von 42 Pflanzen wurden Fixierungen vorgenommen. Wegen der schon weit fortgeschrittenen Blütezeit hatten 18 Pflanzen keine Knospen mit zur Analyse geeigneten Stadien. Unter den übrigen Pflanzen wurden 6 mit einem Viererring festgestellt, 17 mit Bivalenten und eine 3n-Pflanze. Bei der Meiosis der F_1-Pflanzen erhalten die Gonen je zur Hälfte die *flavens*-Chromosomen $1 \cdot 4$ und $2 \cdot 3$, und die *franciscana*-Chromosomen $1 \cdot 2$, $3 \cdot 4$ des Viererringes. Wenn diese Gonen gleichmäßig zur Bildung der Eizelle befähigt sind, sollten aus der Rückkreuzung mit *hfranciscana* je zur Hälfte Pflanzen mit Viererringen und mit 7 Bivalenten hervorgehen. Die beobachteten Zahlen weichen aber bedeutsam von dieser Erwartung ab ($P = 0{,}05$—$0{,}02$). Daraus ergibt sich, daß die Gonen nicht zufällig zur Bildung der Eizelle gelangen, sondern daß eine Konkurrenz zwischen ihnen stattfindet, bei der diejenigen, die den *flavens*-Anteil des Viererringes enthalten, eindeutig benachteiligt sind. Diese Forderung wurde schon bei der Betrachtung der F_2 erhoben und wird hier durch die Ergebnisse der F_1R bestätigt. Die eine auftretende 3n-Pflanze ist wichtig als Erklärung für die Herkunft der triploiden Pflanzen der F_2.

Für die *Blütengröße* liegt die Rückkreuzung mit dem doppelt-rezessiven Elter vor (*Su Co*/$+^{Su}$ *co* × $+^{Su}$ *co*). Zu erwarten sind in der F_1 die Eizellen *Su co*, *Su Co*, $+^{Su}$ *co* und $+^{Su}$ *Co*, von denen nur die letzten in der Rückkreuzung kleinblütige Pflanzen liefern. Gefunden wurden 28 großblütige : 12 kleinblütige. Die *Hypanthiumfärbung* spaltet nach 13 Pflanzen mit rötlichem : 26 mit grünem Hypanthium. Da hier eine polygene Spaltung vorliegt, wie die F_2 zeigte, muß *Oe. franciscana* für alle beteiligten Gene das rezessive Allel enthalten, über deren Anzahl aber nichts ausgesagt werden kann. Die *Knospenfarbe* zeigt in der Rückkreuzung wieder alle in der F_2 vorhandenen Typen: Knospen stark rot 18, etwas Grün an den Spitzen 2, mittel 15, wenig rot 3, grün (getupft) 1. Bei unifaktorieller Bedingtheit dürften in der Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter 2 Typen auftreten, bei bifaktorieller Spaltung 4. Die größere Anzahl von Typen weist eindeutig auf eine Vererbung durch mehrere Anlagen hin. Es müssen also mindestens 3 Gene angenommen werden, die auf die Ausfärbung der Knospen Einfluß haben, außer dem Tupfenfaktor *P*, von denen aber nur 2 sicher lokalisiert werden konnten.

Die Ausbildung der *Knospenspitzen* läßt ebenfalls alle 3 Formen der F_2 wiederfinden (Spaltung 15 lang : 17 mittel : 8 kurz-dick). Auch hier wird das Ergebnis bestätigt, das aus dem Verhalten der F_2 gewonnen wurde, nämlich daß mindestens 2 Gene an der Ausgestaltung des Merkmals beteiligt sind und *Oe. franciscana* für beide rezessiv ist. Die *Kapselstreifung* spaltet 21 gestreift : 19 grün, die *Behaarung* in borstige : weiche Haare = 20 : 20. Trotzdem alle beiden Verhältnisse einer Erwartung 1 : 1 sehr nahe kommen, kann keine unifaktorielle Bedingtheit dieser Eigenschaften vorliegen, wie sich aus der F_2 ergeben hat. Alle Pflanzen haben Drüsenhaare; die Spaltung der Haarlänge wurde nicht ausgewertet. Spitze und breite Gipfel treten ebenfalls auf, konnten aber wegen weit fortgeschrittener Blütezeit nicht genau ausgezählt werden. Die Stengelfarbe ist rot oder grün, doch wegen des dichten Standes der Pflanzen nicht typisch ausgebildet und daher nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Zwei Pflanzen mit verkümmertem Gipfel traten auf.

Für eine statistische Auswertung der Korrelationen ist die Individuenzahl zu gering. Aus der Bevorzugung einzelner Kombinationen lassen sich aber einige Anhaltspunkte gewinnen für die Zusammensetzung der Koppelungsgruppen. Eine deutliche Beziehung läßt sich feststellen zwischen den Merkmalen, deren Gene der Ringkoppelungsgruppe angehören. Gestreifte Kapseln, rote Knospen, kleine Blüten, mittlere und dicke-kurze Kelchblattspitzen, rotes Hypanthium, weiche, seidige Haare, Bivalente treten in allen Kombinationen zwischen diesen Merkmalen bevorzugt zusammen auf. Grüne Kapseln, grüne bis mittelstark rote Knospen, lange bis mittlere Kelchblattspitzen, grünes Hypanthium, große Blüten, borstige Haare kommen entsprechend häufig zusammen vor. Besonders auffällig wird die Bevorzugung bestimmter Kombinationen, wenn die Verteilung der Anthozyanmerkmale zusammen betrachtet wird. Wie aus der F_2 bekannt ist, sind alle Kombinationen möglich, aber in der F_1R, in der die Koppelungen besonders deutlich sichtbar werden, treten nur bestimmte Typen auf. Mit rötlichem Hypanthium und gestreiften Kapseln zusammen kommen nur rote Knospen vor, bei grünem Hypanthium und Kapseln liegt das Maximum

bei mittelroten Knospen. Die Kombination rotes Hypanthium + grüne Kapseln tritt nur einmal auf, dann mit roten Knospen. Um Rückschlüsse auf die Reihenfolge der Gene hieraus zu ziehen, ist das Material dieser Rückkreuzung jedoch zahlenmäßig zu gering.

Die Befunde der F_2, wonach die Gene für die genannten Eigenschaften miteinander gekoppelt sind, werden hierdurch bestätigt, ebenso die Lage im Viererring, da trotz der geringen Individuenzahl die Korrelation mit der Konfiguration eindeutig ist. Über die übrigen Koppelungsgruppen kann nichts ausgesagt werden, da *hfranciscana* für viele der dort lokalisierten Gene dominant ist und die Spaltungen demnach nicht sichtbar werden.

		Hypanthium			
		rötlich		grün	
		Kapsel			
		gestreift	grün	gestreift	grün
Knospe	rot	13	1	5	1
	rot mit grün	—	—	1	1
	mittel	1	—	2	12
	wenig rot	—	—	1	2
	grün	—	—	—	1

2. F_3 und F_3R-Generationen. 43/137. Eine Pflanze der F_2 mit normalem Hauptsproß und gewellten Brakteen (Gipfel flach, Stengel grün-getupft, Hypanthium rötlich, Knospen dunkelrot, Kapseln gestreift, Brakteen breit, Blätter mittelbreit, Wuchs hoch, Blüte klein, Kelchblattspitzen kurz-dick) ergab in F_3 16 Pflanzen des gleichen Phänotyps. Sie beweist hierdurch, daß die Merkmale verkümmerter Hauptsproß und gewellte Brakteen trotz ihres häufigen Zusammentreffens auf der Wirkung getrennter Gene beruhen.

Die 2 Individuen der Rückkreuzung, die einen verkümmerten Hauptsproß zeigten, sind interessant, weil sie das aus *flavens* stammende Allel *anomala* nur heterozygot enthalten und dieses sonst rezessive Allel sich hier dominant verhält. Eine davon wurde geselbstet. Alle 11 Pflanzen der Nachkommenschaft haben einen normal ausgebildeten Hauptsproß, 4 haben glatte Brakteen, 7 mäßig stark gewellte Brakteen. Die gleiche Pflanze ergab in der Rückkreuzung mit *flavens* 14 Pflanzen mit normalem und 3 mit verkümmertem Hauptsproß.

Diese Zusammensetzung der Nachkommenschaft beweist, daß der Dominanzwechsel der F_1R-Pflanzen nicht auf einer Veränderung der Allele beruhen kann, da in diesem Fall bei einer Selbstung entweder nur verkümmerte Pflanzen auftreten müßten, wenn das normale Allel mutiert wäre, oder diese überwiegen müßten im Verhältnis 3:1, wenn das bisher rezessive Allel dominant geworden wäre. Das Fehlen der verkümmerten Pflanzen ist bei Dominanz des abgeänderten Allels nicht erklärlich, bei Rezessivität kann es dagegen auf der sehr geringen Individuenzahl beruhen, weil unter nur 11 Pflanzen Homozygot-Rezessive nicht mit Sicherheit erwartet werden können. Die gleiche Pflanze wurde mit *Oe. suaveolens sulfurea* rückgekreuzt. Das Ergebnis sind 17 Pflanzen, darunter 14 Normale und 3 mit der typischen Verkümmerung, die aber erst sehr spät auftrat, nachdem schon eine Anzahl Blüten gebildet war. Dieses Zahlenverhältnis kann nicht mehr als zufällige Abweichung von der Erwartung 1 : 1 gedeutet werden ($P < 0{,}01$). Es muß eine Labilität des Phänotyps angenommen werden derart, daß auch einzelne Homozygote *ano/ano* Pflanzen das Merkmal unter bestimmten Bedingungen nicht ausbilden.

e) Triploide Nachkommen. Eine gesonderte Besprechung verlangen noch die in F_2 und F_1R auftretenden triploiden Pflanzen. Für beide Kreuzungen ist der Bastard *flavens* · *hfranciscana* der ♀ Elter. Das Auftreten von Triploiden in beiden Aufzuchten ist darauf zurückzuführen, daß in der F_1 diploide Eizellen vorkommen, die bei Befruchtung mit normalen

haploiden Pollen (einmal aus der F_1, das andere Mal aus *Oe. franciscana*) die triploiden Pflanzen ergeben. Die F_2-Spaltung unter diesen ist folgendermaßen:

Hauptsproß	normal	15	verkümmert	2	
Brakteen	glatt	14	gewellt	3	
Gipfel	spitz	13	breit	4	
Stengel	getupft-gelb	16	ungetupft-*sulfurea*	1	
Stengel	grün	15	rot	1	(nur getupfte Pflanzen)
Knospen	stark rot	6	mittel	6	(wenig rot 3, grün 1, nur getupfte Pflanzen)
Kapseln	rot gestreift	10	grün	6	(nur getupfte Pflanzen)
Blätter	breit	6	mittel	11	
Brakteen	breit	9	schmal	8	
Blüten	groß	12	mittel	3	klein 2
Wuchs	hoch	12	niedrig	3	(nur Pflanzen mit normalem Hauptsproß)
Knospenspitzen	lang	2	mittel	6	kurz 9
Haare	lang	14	kurz	3	
Haare	borstig	8	weich	9	
Drüsenhaare	vorhanden	6	fehlend	2	(an 9 Pflanzen nicht berücksichtigt)

Die Spaltung umfaßt also die gleichen Merkmale, wie unter den diploiden Nachkommen. Von allen treten auch die rezessiven Phänotypen auf.

Für die Bildung der diploiden Eizellen gibt es mehrere Möglichkeiten, einmal durch Ausbleiben der Meiosis, dann durch Bildung eines Restitutionskernes während der 1. oder der 2. Teilung der Meiosis, oder bei der Bildung des Embryosackes. Hierauf genauer einzugehen, führt im Rahmen dieser Untersuchungen zu weit. Es sei nur vermerkt, daß nach dem Auftreten der rezessiven Phänotypen die Entstehung der diploiden Eizellen durch Bildung eines Restitutionskernes während der 2. Teilung der Meiosis die wahrscheinlichste Deutung ist.

f) Zusammenfassung. In der Komplexkombination *flavens* · ^{h}*franciscana* lassen sich mehrere Koppelungsgruppen feststellen.

1. Die Ring-Gruppe mit den Chromosomenenden 1 · 2 · 3 · 4. Diese enthält den Translokationspunkt, die Gene *deplanata*, *punctata*, *sulfurea*, *striata*, *latifolia*, *rubrivittata*, *Acrosepala*, *rubricaulis*, *sericea*, *Suppressor*, *angustifolia*, *tubocolorata* (vgl. Tabelle 2).

flavens-Allele: $+^{de}$, $+^{P}$, *s*, $+^{str}$, $+^{vit}$, $+^{tub}$ $+^{ang}$, $+^{lat}$, $+^{ser}$, *Su*, *Acro*.

^{h}*franciscana*-Allele: *de*, *P*, $+^{s}$, *str*, *vit*, tub_{fr}, *ang*, *lat*, *ser*, $+^{Su}$, $+^{Acro}$.

2. Die *let*-Gruppe im Chromosom 5 · 6 mit den *flavens*-Allelen let_{fl} und *Sp* (Spitze Kelche) und $+^{let}$ $+^{Sp}$ aus ^{h}*franciscana*.

3. Die *Co*-Gruppe im Chromosom 13 · 14. Diese enthält sicher 2 Gene für unifaktoriell bestimmte Merkmale, nämlich *anomala* und *Adenocalyx*. Durch Vergleiche der Korrelation mit diesen beiden Merkmalen lassen sich eine Reihe von Genen hier sicher einordnen: *angustilobis*, *trichophora*, *hispida*, *unicolor*, *Corolla*. Eine leichte Bevorzugung bestimmter Kombinationen mit der Form der Kelchblattspitzen ist zu erkennen, die aber keine gesicherten Korrelationen ergibt. Wahrscheinlich gehören auch die Gene *undulata*, *diluta* und *virescens* hierher.

flavens-Allele: *Co*, $+^{uni}$, $+^{tri}$, $+^{his}$, $+^{lob}$, *ano*, $+^{Ade}$; *un*, $+^{vir}$, $+^{dil}$.

^{h}*franciscana*-Allele: *co*, *uni*, *tri*, *his*, *lob*, $+^{ano}$ *Ade*; $+^{un}$, *vir*, *dil*.

4. Die *B*-Koppelungsgruppe im Chromosom 7 · 8 mit den Anlagen für Blattbreite und Kapselstreifung *erythrocarpa*. *flavens*-Allele: *B*, *ery*. ^{h}*franciscana*-Allele: $+^{B}$, $+^{ery}$.

5. Eine Koppelungsgruppe, die Gene enthält für Form der Kelchblattspitzen und Behaarung (*hirsuta*) mit den Allelen für lange Spitzen und lange Haare auf

den Knospen in einem, für kurze Spitzen und kurze Haare im anderen Komplex. Diese Gruppe ist vielleicht mit der ersten identisch, wobei dann *flavens* das Allel *hir*, *hfranciscana* das Allel $+^{hir}$ enthalten würde. Wenn die Gruppe jedoch von der *s*-Gruppe verschieden ist, muß wahrscheinlich noch ein weiteres Gen für Brakteenbreite in ihr vorhanden sein. Die Lage wäre dann in einem der Chromosomen 11 · 12 oder 9 · 10.

Eine Reihe von anderen Genen, insbesondere für Anthozyanmerkmale und Wuchsform, können allein auf Grund der Ergebnisse der Nachkommenschaft *flavens* · *hfranciscana* keinem bestimmten Chromosom zugewiesen werden.

Bei der Betrachtung der Anthozyanmerkmale ist festzustellen, daß bei den getupften Pflanzen alle Kombinationen möglich sind. Keines der untersuchten Färbungs-Gene ist also pleiotrop, sondern bei Anwesenheit von *P* wirkt jedes Gen unabhängig von den anderen auf die Ausfärbung eines bestimmten Organs (Stengelepidermis, Knospen, Kapsel, Hypanthium) ein.

Untersucht wurden 28 Gene, von denen *hfranciscana* für 18 Loci sicher der rezessive Elter ist, *flavens* für mindestens 7. In den übrigen Fällen konnten die Dominanzverhältnisse wegen der Polygenie der Merkmale nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

III. velans · flavens.

a) *Allgemeines.* Die für F_2 und Rückkreuzung verwendete F_1 wurde erhalten aus der Kreuzung *Oe. (Lamarckiana* Renner × *suaveolens sulfurea) velans · flavens* im *Lamarckiana*-Plasma. An Nachkommenschaften wurden aufgezogen:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1942/199	*Oe. (Lamarckiana* Renner × *suaveolens sulfurea) velans · flavens* selbst	F_2	1943
1942/200	*Oe. (velans · flavens* × *suaveolens sulfurea)*	F_1♀R	1943
1942/201	*Oe. (velans · flavens* × *Lamarckiana* Renner*)*	F_1♀R	1943
1943/171	*Oe. velans · flavens* F_2, Pflanze 137/selbst (aus 42/199)	F_3	1944
1943/172	*Oe. velans · flavens* F_2, Pflanze 292/selbst (aus 42/199)	F_3	1944
1943/125	*Oe. velans · flavens* × *flavens*, Pflanze 145/selbst, Krüppelpflanze, normaler Zweig (aus 42/200)	$(F_1R)F_2$	1944
1943/126	*Oe. velans · flavens* × *flavens*, Pflanze 145/selbst (aus 42/200), Krüppelpflanze, sichelblättriger Zweig	$(F_1R)F_2$	1944

Die Konfiguration von *flavens · velans* ist 4 4 2 2 2. Die Ringe umfassen die Chromosomenenden 1—4 (*flavens* 1 · 4, 2 · 3, *velans* 1 · 2, 3 · 4) und 5—8 (*flavens* 5 · 6, 7 · 8, *velans* 5 · 8, 6 · 7). Die übrigen Chromosomen haben in beiden Komplexen die normale Anordnung der Enden und bilden die Bivalente 9 · 10, 11 · 12, 13 · 14. Es sind 5 Chromosomengruppen vorhanden, denen genetisch 5 Koppelungsgruppen entsprechen müssen. Wegen der Heterozygotie in $s/+^s$ ist auch hier mit der Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz im 1. Ring zu rechnen. Der 2. Ring enthält im Chromosom 5 · 6 den Letalfaktor von *flavens* let_{fl} und im Chromosom 5 · 8 den Letalfaktor von *velans* (Baerecke 1944). Bei Selbstung der F_1 fallen hier die Kombinationen *flavens · flavens* (Bivalente 5 · 6 und 7 · 8) und *velans · velans* (Bivalente 5 · 8 und 6 · 7) als taube Samen aus, da sie gleichzeitig für die betreffenden Letalfaktoren homozygot sind. Nur die crossing-over Individuen, die an Stelle eines Letalfaktors das normale Allel des antagonistischen Komplexes enthalten, besitzen die entsprechenden Bivalente, alle anderen werden für diese Translokation heterozygot sein und einen Ring enthalten.

b) *Die Spaltungen in der F_2.* Die Anzahl der gefundenen tauben Samen (53,5% unter 1500) entspricht der Erwartung von 50% (je 25% *flavens*- und *velans*-Homozygoten). Es

keimten 675 Samen, die alle pikiert wurden. Als Sämlinge gingen viele ein, so daß beim Auspflanzen noch 560 Pflanzen, bei der Auszählung nur 382 vorhanden waren.

Sichelblättrigkeit (*falcifolia*). Schon die jungen Rosetten lassen eine Spaltung erkennen: Bei den meisten Pflanzen sind die Blätter normal, bei einem Teil sind sie, manchmal sehr stark, in der Weise verkümmert, daß eine Hälfte des Blattes nicht oder nur mangelhaft ausgebildet ist. Die Blätter erhalten dadurch eine sichelförmig verkrümmte Form (vgl. Abb. 3 und 4). Im Extremfall sind alle Blätter stark mißbildet und die Pflanze geht als kleine Rosette ein. Bei weniger starker Ausprägung der Anomalie kommen die Rosetten zum Schießen, aber der größte Teil der Blätter ist verkümmert. Der Hauptsproß stellt bald sein Wachstum ein, die Pflanze verzweigt sich stark, aber bleibt klein.

Die Auszählung der Pflanzen ergab 299 normale und 83 sichelblättrige, die fast alle kümmerlich entwickelt waren. Es muß angenommen werden, daß der größte Teil der eingegangenen Pflanzen ebenfalls zu den sichelblättrigen Kümmerlingen gehörte, so daß mehr vorhanden waren, als bei einer 3 : 1-Spaltung erwartet werden.

Abb. 3. 42/213, *flavens* · *velans* × *flavens*, Pflanze Nr. 42. Sichelblättrige Pflanze mit verkümmerten Blüten. Blätter des Hauptsprosses und Kronblätter von 3 Blüten.

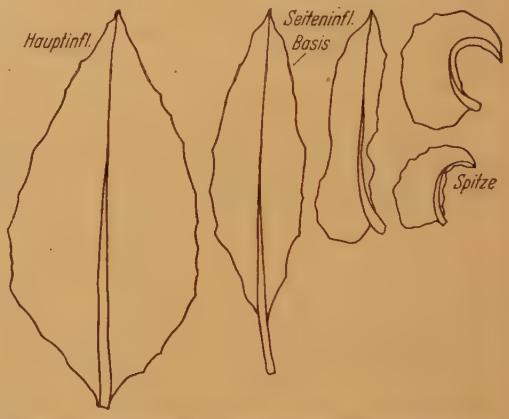


Abb. 4. 42/213 *flavens* · *velans* × *flavens*, Pflanze Nr. 25. Normale Pflanze mit sichelblättrigem Seitenzweig. Blatt des Hauptsprosses und aufeinanderfolgende Blätter des abweichenden Seitenzweiges.

Blattform. Die Rosettenblätter der normalen Pflanze unterscheiden sich in der Form: die Blattspreite ist allmählich in den Stiel verschmälert oder Spreite und Stiel sind scharf gegeneinander abgesetzt. An den ausgewachsenen Pflanzen ist die Blattspitze spitz oder abgerundet und stumpf. Die Blattbreite schwankt zwischen breit und sehr schmal mit vielen Zwischenformen, wobei die Extreme äußerst selten sind. Die Blattfarbe zeigt alle Übergänge von hell-gelblichgrün zu dunkelgrün. Im Gesamtbild der Aufzucht tritt die Spaltung deutlich hervor, die Einordnung einer Pflanze in eine bestimmte Farbklasse ist wie immer jedoch fast unmöglich.

anomala und undulata. Unter den normalen Pflanzen finden sich 241 mit gut entwickeltem Hauptsproß, bei 55 Pflanzen ist dieser verkümmert. Das Merkmal „gewellte Brakteen" tritt ebenfalls auf, jedoch mit starker Variabilität in der Ausprägung. 50 Pflanzen mit extremer Ausbildung fielen auf. Beide Merkmale kommen nicht streng zusammen vor, sondern es treten auch einige verkümmerte Pflanzen mit glatten Brakteen und normale mit gewellten Brakteen auf.

Wuchshöhe. Die Einteilung der normalen Pflanzen in Hoch- und Zwergwüchsige (168:72) ist hier wie immer mit einer großen Ungenauigkeit verbunden. Sicher ist nur, daß wie in allen übrigen *flavens*-Nachkommenschaften „Zwerge" auftreten.

deplanata. Die Gipfelform ist spitz, *flava*-ähnlich (218 Pflanzen) oder breit-flach (*Lamarckiana*-Typ) (120 Pflanzen). 46 Pflanzen waren schon zu weit abgeblüht, um die Gipfelform noch mit Sicherheit bestimmen zu können. Die Zahlen entsprechen nicht der erwarteten 3 : 1-Spaltung, sondern zeigen eine Benachteiligung des *flava*-Typs zugunsten der breitgipfligen Pflanzen.

Kelchblattspitzen. Die Kelchblattspitzen sind mittellang und dünn bei 129, extrem lang bei 252 Pflanzen.

Blütengröße. Die Blütengröße läßt mehrere Formen erkennen, die Grenzen zwischen den einzelnen Klassen sind jedoch ohne genaue Messung der Petalen sehr schwer zu ziehen, so daß für die Auszählung die großen und mittelgroßen Blüten (*Lamarckiana*- bis *suaveolens*-Größe) zusammengefaßt und nur die deutlich unterscheidbaren „sehr kleinen" Blüten getrennt protokolliert wurden. (Maße wie bereits für *flavens* · ^{h}*Hookeri* erwähnt.) Gezählt wurden 245 groß : 138 sehr klein.

Griffellänge. Die Länge des Griffels hängt nicht ab von der Blütengröße, bei allen Klassen kommen Blüten vor mit sehr langem Griffel, der weit über die Antheren hinausragt (wie bei der *Oe. Lamarckiana*) und kurze Griffel, deren Narben zwischen den Antheren stehen (139 lang- und 234 kurzgrifflige).

Punctata. Die Spaltung der Anthozyanmerkmale ist wie immer sehr reichhaltig. Alle Pflanzen haben grünes Hypanthium. Die Stengel sind grün-getupft oder ungetupft (Spaltung 369 : 15) immer zusammen mit gelben oder *sulfurea*-Blüten. Austauschindividuen treten nicht auf. Die Abweichung der Spaltung von der Erwartung 3 : 1 ist bedeutend, bedingt durch die Unterlegenheit von *s* gegenüber $+^{s}$ in der Pollenschlauchkonkurrenz. Alle weiteren Unterschiede der Anthozyanausbildung sind wie immer nur an den getupften Pflanzen feststellbar, die ungetupften werden dabei nicht mehr berücksichtigt.

Färbung der Stengelspitze. Die Pflanzen haben meist ganz grüne Stengel (331 Pflanzen), selten ist der Hauptsproß an der Spitze rot überlaufen (38 Pflanzen). In *flavens* · *stringens* (Harte 1942) ließ sich für dieses Merkmal eine unifaktorielle Spaltung nachweisen. Hier scheinen jedoch andere Verhältnisse vorzuliegen.

Knospenfarbe. Die Knospenfarbe wechselt stark, die Pflanzen können aber nach der Stärke der Anthozyanausbildung in 3 Klassen gruppiert werden. Zunächst dunkelrote Knospen mit schmalen, etwas blasseren Streifen an der Grenze der Kelchblätter (73 Pflanzen) und ganz grüne Knospen mit roten Tupfen (13 Pflanzen). Die Hauptmasse der Pflanzen gehört in die Mittelklasse, deren Knospen deutliche breite, rote und schmale, grüne Streifen aufweisen (282 Pflanzen), aber unter sich nicht einheitlich sind.

Kapselstreifung. Die Kapseln sind grün (253 Pflanzen) oder rotgestreift (92 Pflanzen). An 24 Pflanzen, meist sichelblättrigen Kümmerlingen, die keine Früchte angesetzt hatten, konnte dieses Merkmal nicht ausgezählt werden. Die beobachteten Zahlen kommen mit $P = 0{,}5$—$0{,}3$ einer unifaktoriellen Spaltung sehr nahe. Inwieweit diese Annahme den Verhältnissen entspricht, kann erst später festgestellt werden.

Konfiguration. Von 134 Pflanzen wurde die Konfiguration bestimmt. 17 Fixierungen waren ohne analysierbare PMZ. Gefunden wurden 59 Pflanzen mit 2 Ringen, 71 mit einem Viererring und 4 Pflanzen mit 7 Bivalenten. Die Pflanzen mit 2 Viererringen sind für beide Translokationen, in denen sich *flavens* und *velans* unterscheiden, heterozygot. Die letzte Konfiguration, 7 Bivalente, ist unerwartet, da vom Ring mit den Enden 5—8 die homozygoten Kombinationen 5 · 6, 7 · 8 und 5 · 8, 6 · 7 wegen der in den betreffenden Chromosomen liegenden Letalfaktoren ausfallen sollten. Die 4 Pflanzen mit Bivalenten stellen also crossing-over-Individuen dar, die entweder den *velans*- oder den *flavens*-Letalfaktor gegen das nicht-letale Allel des anderen Komplexes ausgetauscht haben und daher auch als Translokationshomozygoten lebensfähig sind. Die Pflanzen mit 1 Viererring werden meist für die 1. Translokation (Ring 1—4) homozygot sein und den 2. Ring besitzen. Einige von ihnen werden aber auch, entsprechend den Pflanzen mit 7 Bivalenten, als Austauschindividuen anzusehen sein, die für die Translokation des 1. Ringes heterozygot, für die zweite homozygot sind. Ob die crossing-over-Pflanzen zwei *flavens*- oder zwei *velans*-Bivalente besitzen, läßt sich zytologisch nicht feststellen.

Für den 1. Ring (Chromosomenenden 1—4) wird in der F_2 eine Spaltung nach Bivalenten (je zur Hälfte *flavens*- und *velans*-Homozygote) und Ring erwartet. Da alle für die 2. Translokation heterozygot sind, mit Ausnahme der crossing-over-Pflanzen, ergibt sich eine erwartete Gesamtspaltung von 1 : 1 für 1 Viererring : 2 Ringe. Die gefundenen

Anzahlen von 71:59 stimmen hiermit überein ($P = 0{,}3$—$0{,}2$). Es lassen sich jedoch keine Aussagen machen darüber, ob unter den Pflanzen mit 1 Ring die *flavens*- und *velans*-Homozygoten ebenfalls im Verhältnis 1:1 (wie erwartet) vorhanden sind. Die etwas zu große Anzahl der Pflanzen mit 1 Ring kann auf die in dieser Gruppe enthaltenen wenigen crossing-over-Individuen zurückgeführt werden, die an Stelle des 2. Ringes Bivalente enthalten und für die 1. Translokation heterozygot sind, also eigentlich der Gruppe „2 Ringe" zugezählt werden sollten.

c) *Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. 1. Korrelationen mit Blütenfarbe und Gipfelform.* Als nächstes werden die Korrelationen zwischen den Merkmalen betrachtet zur Feststellung der Koppelungsgruppen. Als sicher unifaktoriell bedingt sind von allen beschriebenen Merkmalen nur die Blütenfarbe + Stengeltupfung, beide sehr eng gekoppelt und deswegen als Einheit behandelt, und Gipfelform bekannt. Beide zeigen zueinander eine geringe Abhängigkeit. Die Prüfung ergibt $P_{hom} = 0{,}03$—$0{,}02$, der Schluß auf Koppelung ist also erlaubt. Die weitere Prüfung der Koppelungen mit *s*–*P* ist schwierig, wegen der geringen Anzahl von 15 *sulfurea*-Individuen, die eine Berechnung der Korrelationskoeffizienten mit diesem Merkmal unmöglich macht.

Zwischen der Wuchsform und der Stengeltupfung besteht eine deutliche Beziehung, ebenso zur Gipfelform. Die *sulfurea*-Pflanzen sind alle Zwerge, die ihrerseits überwiegend einen spitzen Gipfel haben. Die Seltenheit der Neukombination der rezessiven Phänotypen flacher Gipfel + Zwergwuchs (nur 8 Individuen) läßt darauf schließen, daß der Koppelungsfall mit sehr enger Koppelung vorliegt. Zusammen mit der schon bekannten Herkunft des Zwergwuchsallels aus *flavens* (OEHLKERS 1926) ergibt sich hieraus, daß dieses Gen ebenfalls der *s*-Gruppe angehört.

Die Spaltung der Form der Kelchblattspitzen zeigt Beziehungen zu den bisher besprochenen Merkmalen in der Weise, daß die *sulfurea*-Pflanzen meist sehr lange Kelchblattspitzen haben und diese Eigenschaft ebenso bevorzugt mit spitzem Gipfel zusammentrifft. Zur Wuchsform ist keine Bevorzugung einzelner Kombinationen zu erkennen, wenn auch bei den zwergwüchsigen Pflanzen die langen Kelchblattspitzen etwas häufiger vorkommen ($r = 0{,}063 \pm 0{,}064$).

Die Beziehungen des Merkmals Griffellänge zur Stengeltupfung sind wegen der geringen Anzahl der getupften Pflanzen unklar. Mit der Gipfelform, Wuchshöhe und Form der Kelchblattspitzen besteht freie Rekombination (r überall unter 0,1). Über die Anzahl und die Lage der Gene für dieses Merkmal kann daher zunächst noch nichts ausgesagt werden.

		Blüte		P_{hom}
		sulfurea	gelb	
Gipfel	spitz	12	206	0,03—0,02
	breit	1	119	
Wuchs	hoch	—	169	—
	Zwerg	7	66	
Kelchblatt-	sehr lang	12	251	0,01
spitzen	mittellang	3	117	

		Gipfel		$r \pm f$
		spitz	breit	
Wuchs	hoch	88	81	$0{,}351 \pm 0{,}056$
	Zwerg	65	8	
Kelchblatt-	sehr lang	100	21	$0{,}283 \pm 0{,}050$
spitzen	mittellang	118	99	

2. Korrelationen mit der Blütengröße. Die Blütengröße ist deutlich gekoppelt mit der Gipfelform. Die Abhängigkeit von *P*—*s* ist wie immer nicht analysierbar. Bevorzugt sind die Kombinationen großer Blüten + spitzer Gipfel und extrem kleine Blüten + flacher

Gipfel. Hier wird wieder die Wirkung des „*Suppressor*" aus *flavens* sichtbar, so daß scheinbar *velans* ein Allel für kleine Blüten enthält. Zwischen Blütengröße und Wuchsform besteht eine geringe, aber deutliche Korrelation mit Bevorzugung von Großblütigkeit bei Zwergwuchs und reziprok. Für Griffellänge und Blütengröße ist die Koppelung ziemlich eng mit meist langem Griffel in kleinen Blüten und kurzem Griffel in großen Blüten. Renner stellte früher fest, daß eine umgekehrte Korrelation besteht in dem Sinn, daß große Blüten immer lange Griffel haben (Renner 1917, 1942). Hierauf wird später noch einzugehen sein. Die Korrelation ist so eindeutig, daß am Vorliegen einer Koppelung der Allele große Blüten/kurze Griffel und kleine Blüten/lange Griffel nicht gezweifelt werden kann. Hiernach muß ein mit *Su* gekoppeltes Gen für Griffellänge *longistylis* vorhanden sein, dessen dominantes *flavens*-Allel kurze Griffel bedingt. Die Konstitution der Elternkomplexe ist also *flavens Su* $+^{lon}$/*velans* $+^{Su}$ *lon*.

		Blüte		$r \pm f$
		groß	klein	
Wuchs	hoch	118	51	$0{,}160 \pm 0{,}063$
	Zwerg	62	11	$P = 0{,}02-0{,}01$
Stengel	getupft	232	136	
	ungetupft	13	1	
Gipfel	spitz	167	51	$0{,}240 \pm 0{,}051$
	flach	64	56	
Griffel	lang	127	116	$0{,}328 \pm 0{,}046$
	kurz	118	21	

3. Korrelationen mit Anthozyanmerkmalen. Alle 3 Anthozyanmerkmale zeigen mit der Gipfelform (als Testgen für die 1. Koppelungsgruppe) eine nicht zufällige Rekombination. Der Korrelationskoeffizient mit der Kapselstreifung ist so groß, daß hier der Koppelungsfall vorliegen muß; das rezessive Allel für rote Streifen stammt also zusammen mit *de* aus *velans*.

		Gipfel		$r \pm f$
		spitz	flach	
Stengelspitze	rot	9	26	$0{,}237 \pm 0{,}050$
	grün	197	93	
Knospen	dunkelrot	15	53	$0{,}201 \pm 0{,}049$
	mittel	180	65	
	grün	11	1	
Kapselstreifen	rot	21	68	$0{,}527 \pm 0{,}022$
	grün	177	46	

In der Rekombination der Anthozyanmerkmale untereinander bestehen deutliche Beziehungen. Die Korrelation Farbe der Stengelspitze–Knospenfarbe ist eindeutig, ebenso Knospenfarbe–Kapselstreifung. Eine Abhängigkeit von Stengelspitzenfärbung–Kapselstreifung ist dagegen nicht gesichert ($r = 0{,}104 \pm 0{,}056$; $P = 0{,}06-0{,}07$). Die bevorzugten Kombinationen liegen so, daß immer die rote Ausfärbung der Organe zusammentrifft. Mit Ausnahme von rot überlaufener Stengelspitze + grüne Knospen sind jedoch auch alle anderen möglichen Zusammenstellungen vertreten, so daß Pleiotropie eines Gens als Ursache der Korrelationen auch hier ausgeschlossen werden kann.

Die Koppelung mit den übrigen zur *sulfurea*-Gruppe gehörenden Genen ist sehr verschieden eng. Um Wiederholungen zu vermeiden, werden die Korrelationen der 3 Merkmale zusammen besprochen. Mit der Form der Kelchblattspitzen besteht für die Farbe der Stengelspitze eine eindeutige Korrelation; für die Wuchshöhe liegt diese an der Grenze der Sicherung. Für Stengelspitzenfarbe mit Blütengröße und Griffellänge ergibt sich freie Rekombination ($r = 0{,}05$).

		Stengelspitze		$r \pm f$
		rot überlaufen	grün	
Knospen	dunkelrot	17	56	$0{,}212 \pm 0{,}050$
	mittel	21	261	
	grün	—	13	
Kapselstreifen	rot	13	78	$0{,}104 \pm 0{,}056$
	grün	19	236	$P = 0{,}06-0{,}07$
Wuchs	hoch	24	145	$0{,}125 \pm 0{,}063$
	Zwerg	4	69	$P = 0{,}06-0{,}05$
Kelchblatt-spitzen	sehr lang	6	123	$0{,}126 \pm 0{,}050$
	mittel	32	222	$P = 0{,}02-0{,}01$

Die Knospenfarbe zeigt nur mit Blütengröße eine eindeutige Korrelation. Hier liegt der Koppelungsfall vor, d. h. das rezessive Allel für rote Knospen stammt wie $+^{Su}$ aus *velans*. Zur Wuchshöhe und Gipfelform läßt sich keine Beziehung feststellen, ebenso nicht zur Form der Kelchblattspitzen ($r = 0{,}07$).

		Knospe			$r \pm f$
		dunkelrot	mittel	grün	
Blüte	groß	53	174	18	$0{,}647 \pm 0{,}030$
	sehr klein	20	107	10	

Die Kapselstreifung zeigt eine enge Korrelation mit der Wuchshöhe. Hier liegt der Abstoßungsfall vor, da von den rezessiven Allelen bereits bekannt ist, daß *na* aus *flavens*, *vit* aus *velans* stammen. Die Koppelung ist sehr eng, wie sich aus der Seltenheit der doppelt-rezessiven Neukombination Zwerg + rotgestreifte Kapseln ergibt. Zu den übrigen Merkmalen der *sulf*-Gruppe besteht keine sichtbare Korrelation.

		Kapselstreifen		$r \pm f$
		rot	grün	
Knospen	dunkelrot	38	32	$0{,}112 \pm 0{,}053$
	mittel	52	211	$P_{hom} < 0{,}01$
	grün	2	10	
Wuchs	hoch	65	100	$0{,}321 \pm 0{,}058$
	Zwerg	5	64	

4. Korrelation mit der Konfiguration. Die Komplexkombination *velans · flavens* weist in der F_1 2 Viererringe auf. Wenn von beiden Ringen die *flavens*- und *velans*-Anteile homozygoisch verwirklicht werden könnten, würde die Korrelation eines Merkmals mit der Konfiguration zunächst nur die Aussage erlauben, daß ein Gen für das betreffende Merkmal in einem der Ringchromosomen lokalisiert werden muß, ohne die Bestimmung zuzulassen, welcher der beiden Ringe hierfür jeweils in Frage kommt. Eine Aufstellung von Koppelungsgruppen auf Grund der Korrelation mit der Konfiguration wäre damit unmöglich geworden. Für den Ring mit den Chromosomenenden 5—8 ist bekannt, daß er die Letalfaktoren beider Komplexe enthält und seine beiden Anteile somit nicht homozygotisch vorkommen können, d. h. aber, daß er in allen Pflanzen der F_2 als Viererring vorhanden ist.

Auf Grund der für die vorhergehenden Komplexkombinationen besprochenen Beziehungen zwischen der Konfiguration und den Genen der den Ringchromosomen zuzuordnenden Koppelungsgruppe sowie der bereits dargelegten Komplikation der Verhältnisse bei *velans* · *flavens* durch die Anwesenheit eines zweiten Viererringes mit den Letalfaktoren ergibt sich für die Beziehungen zwischen Merkmalen und Konfiguration folgende Erwartung. Die Pflanzen, die für eines der Gene der *s*-Gruppe homozygot sind, sollten 1 Viererring, die Heterozygoten 2 Viererringe aufweisen, mit Ausnahme der crossing-over-Individuen. Einzelne Pflanzen, die für die *s*-Gruppe homozygot sind, können auch 7 Bivalente besitzen. Die weiteren möglichen Komplikationen, die durch crossing-over zwischen dem Translokationspunkt des 2. Ringes und den Letalfaktoren zustande kommen, wurden bei der Spaltung der Konfiguration besprochen. Zytologisch sind die Pflanzen, die für die Translokation des 1. Ringes homozygot, für die andere heterozygot sind, von denen mit reziproker Konstitution nicht zu unterscheiden. Dadurch kommt eine Ungenauigkeit in die Untersuchung hinein, deren Ausmaß aber bei dem geringen crossing-over der Letalfaktoren gegenüber dem Translokationspunkt nicht ins Gewicht fällt.

Bei dem großen Fehler, mit dem die Korrelationskoeffizienten hier infolge der geringen Individuenzahl behaftet sind, sind nur wenige davon gesichert von 0 verschieden. Die Ergebnisse widersprechen aber in keinem Fall den Folgerungen, die aus der Korrelationsuntersuchung zwischen den einzelnen Merkmalen gezogen wurden. Sie bestätigen diese vielmehr und erweisen damit erneut die Lage der *s*-Koppelungsgruppe im 1. Viererring. Für alle Gene, deren Korrelation mit der Konfiguration nicht gesichert ist, ist durch die Beziehung zu *s* und *de* die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe genügend bewiesen.

Die Verteilung ist derart, daß die Pflanzen mit 2 Ringen getupften Stengel, spitzen Gipfel, lange Kelchblattspitzen, kurze Griffel, große Blüten, grüne Stengelspitze und Kapseln und hellrote Knospen haben. Diese stellen also die Heterozygoten dar mit dem Phänotyp des dominanten Allels oder intermediärer Ausprägung. Bei den Pflanzen mit *sulfurea*-Blüten, flachem Gipfel, normalen Kelchblattspitzen, langem Griffel, kleinen Blüten, roter Stengelspitze, dunkelroten und grünen Knospen und rotgestreiften Kapseln überwiegen die Konfigurationen 1 Viererring oder 7 Bivalente. Dies sind also die Homozygoten des rezessiven Allels. Nur die Knospenfärbung erweist sich als intermediär spaltend. Hierin zeigt sich eine Verschiedenheit des Streifungsallels *str* aus *velans* gegenüber den entsprechenden aus ^{h}*Hookeri* und ^{h}*franciscana*, die gegen $+^{str}$ aus *flavens* rezessiv sind.

		Konfiguration			$r \pm f$
		2 Ringe	1 Ring	7 Bivalente	
Stengel	getupft	59	64	4	
	ungetupft	—	7	—	
Gipfel	spitz	50	32	1	0,489 ± 0,068
	flach	4	36	3	
Griffel	lang	37	56	2	0,109 ± 0,085
	kurz	22	15	2	
Blüte	groß	46	41	3	0,160 ± 0,084
	sehr klein	13	30	1	
Stengelspitze	rot	1	9	1	0,240 ± 0,084
	grün	58	55	3	
Knospe	dunkelrot	5	16	3	0,279 ± 0,082
	mittel	54	46	1	
	grün	—	2	—	
Kapselstreifen	rot	4	31	3	0,516 ± 0,066
	grün	54	31	1	

5. Korrelationen mit weiteren Merkmalen. Bisher wurden nur die Merkmale betrachtet, die zu *s, de* oder der Konfiguration eine deutliche Korrelation aufwiesen und damit der 1. Koppelungsgruppe zugezählt werden können. Es sind außerdem eine Reihe anderer Merkmale vorhanden, die mit der *s*-Gruppe eine freie Rekombination zeigen und so anderen Koppelungsgruppen angehören müssen. Die Blattform (sichelblättrig oder normal) besitzt eine deutliche Korrelation zur Blütengröße. Die Sichelblättrigkeit trifft meist zusammen mit kleinen Blüten. Die Korrelation beruht hier darauf, daß an den kümmerlichen Sichelblättrigen die Blüten im ganzen kleiner ausgebildet werden als an den normalen Pflanzen, also Pleiotropie vorliegt (vgl. Abb. 3).

Die Verkümmerung des Hauptsprosses zeigt eine deutliche Korrelation mit der Blütengröße. Die *anomala*-Pflanzen haben meist sehr kleine Blüten. Eine gleiche Korrelation wurde schon in *flavens* · *hHookeri* und *flavens* · *hfranciscana* festgestellt, so daß hier die Koppelung zwischen den Loci *Co* und *ano* bestätigt wird.

Die Koppelung mit „gewellten Brakteen" tritt auch hier auf. Wegen der unvollständigen Protokollierung dieser Eigenschaft können hier keine Korrelationen mit den anderen Merkmalen berechnet werden, es kann aber angenommen werden, daß „gewellte Brakteen" sich hier ebenso verhält wie in den bereits besprochenen Kreuzungen.

		Blüte		$r \pm f$
		groß + mittel	sehr klein	
Blatt	normal	216	83	$0{,}361 \pm 0{,}046$
	sichelförmig	29	53	
Hauptsproß	normal	185	72	$0{,}283 \pm 0{,}048$
	verkümmert	58	64	

6. Koppelungen mit den Letalfaktoren. Die beiden Letalfaktoren aus *flavens* (let_{fl}) und *velans* (let_{vel}) liegen im Chromosomenring 5 · 6 · 7 · 8. Da hier beide Homozygoten ausfallen (mit Ausnahme der sehr wenigen crossing-over-Individuen) ist die Mehrzahl der Pflanzen für alle hier lokalisierten Gene heterozygot, eine Spaltung wird nicht sichtbar. Vereinzelt auftretende Austauschpflanzen werden nicht als solche erkannt werden, da sie nur jeweils in einzelnen Eigenschaften von der Masse der übrigen Pflanzen abweichen und so bei der sehr großen Variabilität in einer spaltenden Aufzucht nicht besonders auffallen werden. Dieser Koppelungsgruppe, die mit dem 2. Viererring identisch ist, können daher nur die beiden Letalfaktoren zugewiesen werden, außer dem bereits bekannten Gen *Sp.*

d) Weitere Kreuzungen. 1. Rückkreuzung mit flavens. a) Die Spaltung der Merkmale. Zur Kontrolle stehen 2 Rückkreuzungen der F_1♀ mit beiden Eltern *Oe. suaveolens sulfurea* und *Oe. Lamarckiana* RENNER zur Verfügung. Die erste, als Komplexformel *velans* · *flavens* × *flavens*, ergibt zur Hälfte *flavens* · *flavens* (*let/let*) als taube Samen (gefunden 51,8% unter 450 Samen). Von den pikierten 216 Sämlingen gingen bis zur Auszählung 72 ein. Es tritt eine Spaltung nach normal und sichelblättrig auf (60 normale, 84 sichelblättrige verschiedener Ausprägungsstärke). Dies ist völlig unerwartet, da schon früher bekannt war, daß der Sichelblattfaktor aus *velans* stammt (RENNER 1925) und rezessiv ist, wie die F_1 erweist, und hier die Rückkreuzung mit dem dominanten normalen Allel vorliegt. Bei Berücksichtigung der 72 als kleine Rosetten eingegangenen Pflanzen, die alle ebenfalls sichelblättrig waren, ergibt sich ein Verhältnis von 60 normal : 156 sichelblättrig, was mit $P = 0{,}5$—$0{,}3$ einem Verhältnis 3 : 1 entspricht, wie es bei einer bifaktoriellen Rückkreuzung auftritt. Dann müßte aber angenommen werden, daß 2 Sichelblattgene vorhanden sind und in beiden das abweichende Allel dominant über das normale Allel ist, während die F_1 normalblättrig ist, dort also die Sichelblattallele rezessiv sind. Auf diese vorläufig unerklärlichen Verhältnisse soll später nochmals eingegangen werden.

Die Spaltung nach normalem und verkümmertem Hauptsproß tritt ebenfalls wieder auf. Die sichelblättrigen Pflanzen fallen für die Beobachtung aus, unter den übrigen finden sich 51 normale und 9 verkümmerte. Dieses Verhältnis weicht erheblich von der Erwartung 1 : 1 ab. Die Gipfel sind alle spitz, *flava*-Form. Unter den normal gewachsenen Pflanzen finden sich 24 hochwüchsige und 26 Zwerge. Die Blütenfarbe ist bei 72 Pflanzen

gelb, bei 71 *sulfurea*. Die Stengeltupfung tritt auf bei 69 Pflanzen, 75 sind ungetupft. Für alle 3 Merkmale ergibt sich also eine klare 1 : 1-Spaltung. Die Knospenfarbe der getupften Pflanzen wechselt zwischen hellrot und grün (67 : 2). Die Blütengröße variiert etwas, die Unterschiede sind jedoch nicht auszählbar.

Die Konfiguration wurde von 41 Pflanzen bestimmt, 16 Fixierungen enthielten keine geeigneten Zellen. Gefunden wurden 1 Pflanze mit 7 Bivalenten, 19 mit 1 Viererring und 21 mit 2 Ringen. Erwartet wird, daß alle Pflanzen für den 2. Ring heterozygot sind, da hier die *flavens · flavens*-Kombination ausfällt. Für den 1. Ring werden zur Hälfte *flavens · flavens*-(Bivalente) und *velans · flavens*-(Ring-)Kombinationen auftreten. Es muß also eine Spaltung 1 Ring : 2 Ringe wie 1 : 1 vorhanden sein. Die gefundenen Anzahlen (19 : 21) entsprechen weitgehend dieser Erwartung. Die eine Pflanze mit 7 Bivalenten stellt ein crossing-over-Individuum dar, entstanden aus einer Eizelle, deren *flavens*-Chromosom 5 · 6 den Letalfaktor $let_{/l}$ gegen $+^{let}$ ausgetauscht hatte.

b) Das crossing-over. Die Kombination von je 2 Merkmalen miteinander ergibt die Bestätigung für die Ergebnisse, die aus der F_2 gewonnen wurden. Der Sichelblattfaktor ist unabhängig von allen anderen Merkmalen, auch von der Konfiguration. Das gleiche gilt auch für die Verkümmerung des Hauptsprosses. Zwischen Stengeltupfung und Blütenfarbe besteht eine sehr enge Korrelation ($r = 0{,}931$). Zwischen *P* und *s* findet ein Austausch von 3,5% statt, bei 5 Austauschpflanzen unter 143, von denen 4 ungetupft-gelbblütig und 1 getupft-*sulfurea* sind.

Zwischen *P* und dem Faktor *str* für getupfte Knospen besteht ein geringer Austausch von 2,9% (2 getupft-grünknospige Pflanzen: 67 getupft-rotknospig). In bezug auf diese beiden Eigenschaften liegt folgende Kreuzung vor: (*flavens* $+^{P}+^{str}$/*velans P str*) × *flavens* $+^{P}+^{str}$. Die F_1 bildet bevorzugt die Keimzellen, die der Zusammenstellung der Elternformen entsprechen, nämlich *flavens* $+^{P}+^{str}$ und *velans P str*. In der Rückkreuzung ergeben die ersteren ungetupfte, grüne Pflanzen, die letzteren getupfte Pflanzen mit hellroten, grüngestreiften Knospen. Außerdem werden in geringerer Häufigkeit Austauschgonen enstehen, von denen $+^{P}str$ in der Rückkreuzung mit $+^{P}+^{str}$ ungetupfte Pflanzen ergibt, die nicht als crossing-over-Individuen erkannt werden, weil an ihnen die Anlage für rotgestreifte Knospen nicht zur Auswirkung gelangen kann, während aus *P* $+^{str}$ getupfte Pflanzen mit grünen Knospen entstehen. Beide auftretenden Exemplare dieser Konstitution haben gelbe Blüten; durch den Austausch zwischen *P* und *str* wurde die ursprüngliche Anordnung $+^{P}+^{s}$ nicht geändert. Die Reihenfolge *P–str–*$+^{s}$ kann hiermit ausgeschlossen werden. Die bereits erwähnte getupft-*sulfurea* Pflanze hatte rote Knospen. Hier gingen also *P–str* zusammen und schließen dadurch die Anordnung *P–*$+^{s}$*–str* aus, weil auf so kleinen Strecken mit bekannt niedrigem crossing-over das Vorkommen eines doppelten Austausches äußerst unwahrscheinlich ist, so daß damit nicht gerechnet zu werden braucht. Da die Lage von *P–*$+^{s}$ zum Translokationspunkt bekannt ist, ergibt sich die Reihenfolge *T–str–P–s*. Die Formel der getupft-grünknospigen Pflanzen ist also: *flavens* $+^{str}$ *P* $+^{s}$/*flavens* $+^{str}$ $+^{P}$ *s*; diejenige der getupft-*sulfurea*-Pflanzen: *velans str P s*/*flavens* $+^{str}$ $+^{P}s$. Die ersteren sind für die Translokation 1 · 4, 2 · 3 homozygot und besitzen nur einen Viererring, wie die Konfigurationsbestimmung bei einer von ihnen bestätigte. Das Auftreten dieser Austauschindividuen beweist eindeutig, daß der Tupfen- und Streifenfaktor keine Allele darstellen, sondern zwei eng gekoppelte Loci sind.

Zwischen *na* und *P* ist der Austausch ziemlich häufig (20%), zwischen *na* und *s* noch etwas größer (22%). Die *sulfurea*-getupfte Pflanze ist hochwüchsig, von den ungetupft-gelben Pflanzen ist je eine hoch- und zwergwüchsig. Die übrigen haben verkümmerten Hauptsproß und lassen die Wuchshöhe nicht feststellen. Unter den 3 Pflanzen zeigt also nur eine gleichzeitig crossing-over auf den Strecken *s–P* und *na–P*. Dies spricht dafür, daß die betreffenden Loci in der Reihenfolge *na–P–s* vorliegen, wobei *na* jenseits des Translokationspunktes, also in einem der Enden 1, 2 oder 4 lokalisiert wäre, wenn auch die geringen Individuenzahlen keinen endgültigen Beweis zulassen. Unabhängig von der Reihenfolge der Gene liegt in diesem Fall sicher doppeltes crossing-over in einem Chromosom vor, was bemerkenswert ist im Zusammenhang mit der von RENNER geäußerten Ansicht, daß doppeltes crossing-over bei *Oenothera* nicht vorkommen soll (RENNER 1942). Zwischen dem Translokationspunkt und den einzelnen Loci läßt sich der Austausch nicht berechnen, weil durch die Anwesenheit eines zweiten Viererringes, in dem ebenfalls crossing-over stattfinden kann, die Verhältnisse kompliziert werden. Die Verteilung zeigt aber doch, daß auch hier ein ungewöhnlich hoher Austausch vorliegen muß.

		Stengel	
		getupft	ungetupft
Blüte	gelb	68	4
	sulfurea	1	70
Wuchs	normal	18	6
	Zwerg	4	22
Konfiguration	7 Bivalente	—	1
	1 Ring	6	12
	2 Ringe	14	7

Alle diese Austauschwerte sind wesentlich höher als sie in der Ringgruppe bisher vermutet wurden. Für die Strecke *s–P* wurden bereits früher wesentliche Schwankungen der crossing-over-Werte festgestellt (OEHLKERS 1933).

2. Rückkreuzung mit velans. Die Rückkreuzung mit dem ♀ Elter *Oe. Lamarckiana* RENNER ergibt die beiden Bastarde *laeta* und *velutina*. Die ersten werden in diesem Zusammenhang nicht beachtet. Unter ihnen tritt keine typische *Oe. Lamarckiana* auf, der reine Komplex *velans* kommt also in den Eizellen nie vor. Wichtig ist es, die Rückkreuzung mit *velans* zu erfassen. Hierbei fallen die *velans* · *velans*-Zygoten als taube Samen aus, die in Erscheinung tretenden *velutina* sind in bezug auf die Letalfaktoren alle *flavens* · *velans*. Unter ihnen findet sich eine Aufspaltung nach folgenden Merkmalen, die jedoch nicht quantitativ ausgewertet wurde: Gipfelform spitz oder breit-flach; Griffel sehr lang oder die Antheren nicht überragend; Knospenspitzen extrem lang oder normal lang; Stengelspitze grün oder rot überlaufen; Kapseln grün oder rotgestreift; Knospen dunkelrot oder hellrot. Für alle diese Merkmale mit Ausnahme der Knospenstreifung, die sich intermediär verhält, ist also *velans* der rezessive Elter, womit die aus der F_2 gewonnenen Ergebnisse bestätigt werden. Vier Pflanzen hatten einen verkümmerten Hauptsproß. Da dieses Allel aus *flavens* stammt und eine Rückkreuzung mit *velans* vorliegt, können diese Pflanzen nicht für *ano/ano* homozygot sein, sondern die Eigenschaft ist hier an den Heterozygoten *ano*/+^{ano} ausgebildet. Ein gleicher Fall wurde schon bei *flavens* · ^{h}*franciscana* beobachtet. Es fällt auf, daß sichelblättrige Pflanzen vollständig fehlen. Erwartet wäre hier eine Spaltung 1:1, wenn das Merkmal durch ein Gen bedingt würde. Das Fehlen der sichelblättrigen Pflanzen kann erklärt werden durch die Annahme, daß in *velans* außer dem Hauptgen *falcifolia* noch ein zweites Gen vorhanden ist, das über *fal* epistatisch ist und die Ausbildung des Merkmals verhindert. Das abweichende Verhalten des Merkmals in den Rückkreuzungen und die zunächst nicht erklärlichen Spaltungszahlen der F_2 lassen aber vermuten, daß hier Besonderheiten der Vererbung, besonders in den Dominanzverhältnissen, vorliegen, die erst später im Zusammenhang mit den Ergebnissen anderer Kreuzungen zu diskutieren sind.

3. F_3-Generationen. Einzelne Pflanzen der F_2 wurden geselbstet und die F_3 aufgezogen. Von einer sichelblättrigen Pflanze wurde je ein normaler und ein verkümmerter Zweig verwendet. Die Nachkommenschaft des normalen Zweiges ergab 78,3% taube Samen. Im Pikierkasten gingen 33 Sämlinge zugrunde, meist sichelblättrige Pflanzen. Die 22 Pflanzen, die zur Entwicklung kamen, spalteten nach 17 ganz normal, 5 mit verkümmertem Hauptsproß, 5 verkümmert mit vereinzelten Sichelblättern, 5 Krüppel mit fast ausschließlich sichelförmigen Blättern. Hier finden sich also neben den normalen Pflanzen (mit normalem oder verkümmertem Hauptsproß) und den extrem sichelblättrigen Pflanzen auch intermediäre Formen. Am verkümmerten Zweig der F_2-Pflanzen setzte nur 1 Kapsel sehr wenige Samen an, die zu 84,6% taub waren. Zur Entwicklung kam nur 1 Pflanze, die normalwüchsig war, mit gewellten Brakteen, an den Seitenzweigen vereinzelte Sichelblätter, also wieder intermediäre Ausbildung zeigte.

Eine zweite stark sichelblättrige Pflanze wurde ebenfalls geselbstet und ergab 60% taube Samen. Als junge sichelblättrige Rosetten gingen 7 Sämlinge ein. Von den übrigen Pflanzen waren 13 normal mit gewellten Brakteen, 17 hatten einen verkümmerten Hauptsproß und stark gewellte Brakteen, dazu vereinzelte sichelförmige Blätter, besonders an den Seitenzweigen. Zwei Pflanzen waren stark sichelblättrige Krüppel. Beide Stammpflanzen, unabhängig davon, ob die geselbsteten Zweige normal oder sichelblättrig waren, erwiesen sich somit durch die Abspaltung normaler Nachkommen als heterozygot für die Sichelblattfaktoren.

Noch eine weitere Pflanze mit normalem Hauptsproß und gewellten Brakteen wurde geselbstet. Sie ergab 62% taube Samen. Von den 18 Sämlingen waren 3 sichelblättrig, 7 gingen als Rosetten ein. Die restlichen 11 Pflanzen hatten normale Blätter und stark gewellte Brakteen, bei 7 Individuen war der Hauptsproß normal, bei 4 verkümmert. Diese Stammpflanze war also heterozygot für *falcifolia* und *anomala*, homozygot für *undulata*. Die sich entwickelnden Pflanzen hatten ausschließlich normale Blätter und zeigten keine intermediäre Ausbildung für *fal* (etwa vereinzelte Sichelblätter), wie diese in der Nachkommenschaft der sichelblättrigen Pflanzen auftrat. Trotzdem alle 3 Pflanzen sich für sichelblättrig als heterozygot erwiesen, müssen doch genetische Unterschiede zwischen ihnen bestanden haben, da sich die Nachkommenschaften in diesem Punkte unterscheiden. Auf diese Besonderheit der Vererbungsweise der Sichelblättrigkeit wird später noch zurückzukommen sein.

e) Zusammenfassung. In der Komplexverbindung *flavens · velans* lassen sich von den 5 möglichen Koppelungsgruppen 4 nachweisen.

1. Die *sulfurea*-Gruppe im Ring 1 · 2 · 3 · 4.
2. Die Letalfaktor-Gruppe im Ring 5 · 6 · 7 · 8.
3. Die *Co*-Gruppe, deren Lage im Chromosom 13 · 14 bekannt ist.
4. Die *falcifolia*-Gruppe. Da der Hauptfaktor für Sichelblättrigkeit mit keinem der vorher festgestellten Gene gekoppelt ist, bleiben hierfür die Chromosomen 11 · 12 oder 9 · 10.

1. Die *s*-Gruppe enthält viele Faktoren. An Hand der F_1 der Rückkreuzungen und der Korrelationen mit der Konfiguration in der F_2 läßt sich feststellen, welcher Phänotyp dem rezessiven Allel entspricht, und aus der Art des Zusammentreffens der Merkmale können Rückschlüsse auf die Herkunft der Allele aus *flavens* oder *velans* gezogen werden, da bereits bekannt ist, daß die Allele *s*, $+^P$ und $+^{de}$ aus *flavens* stammen. Die erste Koppelungsgruppe enthält die Gene *sulfurea*, *Punctata*, *deplanata*, *Suppressor*, *rubella* (*ra*), *rubrivittata*, *striata*, *nana*, *Acrosepala*, *longistylis*.

flavens-Allele: *s*, $+^P$, $+^{de}$, *Su*, $+^{ra}$, $+^{vit}$, $+^{str}$, *Acro*, $+^{lon}$, *na* in den Chromosomen 1 · 4, 2 · 3.

velans-Allele: $+^s$, *P*, *de*, $+^{Su}$, *ra*, *vit*, str_v, $+^{Acro}$, *lon*, $+^{na}$ in 1 · 2, 3 · 4.

2. Die Letalfaktoren-Gruppe besteht aus 3 Genen in der Anordnung let_{fl}, $+^{let}{}_v$, *Sp* in *flavens* 5 · 6, 7 · 8 und $+^{let}{}_{fl}$, let_{vel}, $+^{Sp}$ in *velans* 5 · 8, 6 · 7.

3. In der *Co*-Gruppe lassen sich 3 Gene feststellen: *anomala*, *Co* und wahrscheinlich *undulata*. *flavens*-Allele: *ano*, *Co*, *un*. *velans*-Allele: $+^{ano}$, *co*, $+^{un}$.

Über die gegenseitige Lage und Entfernung der einzelnen Loci lassen sich nur vereinzelte Anhaltspunkte gewinnen, genaue Aussagen können nicht gemacht werden, da für die Lokalisierung an Hand der F_2 das Vorhandensein von zwei im Koppelungsfall vorliegenden Genen notwendig ist, die sich auf sicher unifaktoriell bedingte Merkmale auswirken (HARTE 1948). Außer *s*–$+^P$ und *de*, die im Abstoßungsfall vorhanden sind, sind wahrscheinlich alle anderen Merkmale durch mehrere Genpaare beeinflußt, so daß die Korrelationskoeffizienten zwar für eine Koppelungsuntersuchung, nicht aber für eine Lokalisierung der Gene brauchbar sind. Auf Grund der Rückkreuzungsdaten konnte aber die Anordnung *na*–*T*–*str*–*P*–*s* wahrscheinlich gemacht werden.

In allen Gruppen wurde crossing-over zwischen den einzelnen Loci beobachtet am Auftreten von Neukombinationen der Eigenschaften der Elternkomplexe. Die Rückkreuzung mit *flavens* zeigte in der *s*-Gruppe besonders hohe Austauschwerte. Beide Rückkreuzungen sind auffällig wegen der Beobachtung, daß mit *flavens* sichelblättrige Pflanzen auftreten, mit *velans* nicht, während bekannt ist, daß die Anlage hierfür aus *velans* stammt. Hierauf kann erst später, wenn die Ergebnisse der Kreuzung *^{h}Hookeri* · *velans* besprochen sind, eingegangen werden.

Für die Hypanthiumfärbung tritt keine Spaltung ein, alle Pflanzen haben grüne Hypanthien. Dies bedeutet, daß entweder *velans* in der *s*-Gruppe das gleiche Allel des Gens *tubocolorata* enthält, wie *flavens* ($+^{tub}$), oder daß in *velans* zwar ein Allel für Hypanthiumfärbung vorhanden ist, daß aber durch ein mit let_{fl} gekoppeltes, epistatisches Allel für grünes Hypanthium, das durch die balanzierten Letalfaktoren in allen Pflanzen heterozygot vorhanden ist, an seiner Auswirkung gehindert wird. Eine Entscheidung über das in *velans* enthaltene Allel von *tubocolorata* ist daher hier nicht möglich.

In allen Pflanzen ist das Allel *Sp* anwesend, das mit let_{fl} gekoppelt ist. Sie besitzen daher spitze Kelchblätter, die aber, wie die Spaltung zeigt, durch ein in der *s*-Gruppe enthaltenes Gen modifiziert werden können.

IV. flavens · gaudens.

a) *Allgemeines.* Die F_1 wurde gewonnen als Zwillingsbastard der Verbindung *flavens* · *velans* aus der Kreuzung *Oe.* (*suaveolens sulfurea* × *Lamarckiana* DE VRIES). Zur Untersuchung gelangten Nachkommenschaften dieser F_1 aus Selbstung und Rückkreuzung durch 2 Generationen. Die Auszählung wurde erst sehr spät im Herbst vorgenommen, um alle Wuchsanomalien zu erfassen. Die Verkümmerung und die Spaltung des Hauptsprosses treten hier oft erst gegen Ende der Blütezeit in Erscheinung. Dadurch waren viele Pflanzen schon abgeblüht und die Gipfelform sowie die Griffellänge konnten nicht mehr in jedem Fall bestimmt werden. Daß diese Eigenschaften eine Spaltung zeigen, wurde jedoch bei mehrmaliger Kontrolle während der Blütezeit festgestellt.

Die Pflanzen der F_1 *flavens* · *gaudens* sind sehr hochwüchsig, grün, ungetupft, gelbblütig, mit sehr langen Kelchblattspitzen und breiten Blättern, und besitzen die Konfiguration 12 2. Das Bivalent wird von den Chromosomenenden 5 · 6 gebildet und enthält den Letalfaktor let_{fl} aus *flavens* sowie das nicht-letale Allel $+^{let}$ aus *gaudens*. Der Letalfaktor let_{gaud} liegt im 12-Ring. *s* verhält sich infolge der Lage des Endes 3 in einem anderen Chromosomenverband (Ring) unabhängig von let_{fl}. Bei Selbstung ist also folgendes Ergebnis zu erwarten: Es werden in Pollen und Eizellen alle möglichen Kombinationen zwischen den Letalfaktoren und ihren normalen Allelen auftreten, nämlich let_{fl} let_{gaud}, let_{fl} $+^{let_g}$,

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1942/209	*Oe. (suaveolens sulfurea* × *Lamarckiana* DE VRIES*) flavens · gaudens*/selbst	F_2	1943
1942/210	*Oe. (suaveolens sulfurea* × *Lamarckiana* DE VRIES*) flavens · gaudens* × *suaveolens sulfurea (flavens)*	F_1♀R	1943
1943/138	*Oe. flavens · gaudens* F_2, Pflanze mit gespaltenem Gipfel, selbst	F_3	1944
1943/140	*Oe. flavens · gaudens* F_2, Pflanze mit verkümmertem Hauptsproß/selbst	F_3	1944
1943/142	*Oe. flavens · gaudens* F_2, normale Pflanze/selbst	F_3	1944
1943/148	*Oe. (flavens · gaudens* × *flavens)* × *suaveolens sulfurea (flavens)*	F_1♀RR	1944
1943/149	*Oe. (flavens · gaudens* F_2 Pflanze mit gespaltenem Gipfel × *Lamarckiana* DE VRIES mit gespaltenem Gipfel*)*	F_2♀R	1944
1943/150	*Oe. (flavens · gaudens* × *flavens)*, Pflanze mit gespaltenem Gipfel/selbst, aus 42/210	(F_1R) F_2	1944
1943/135	*Oe. (flavens · velans* 42/201, 1× *Lamarckiana* RENNER*) laeta*, Gipfel verkümmert/selbst	F_2	1944

$+^{let_{fl}}$ let_g, $+^{let_{fl}}$ $+^{let_g}$. Unter den durch Kombination dieser Gameten entstehenden Zygoten werden let_{fl}/let_{fl} und let_{gaud}/let_{gaud} in je $^1/_4$ der Fälle vorkommen. Da beide Faktoren aber in verschiedenen Chromosomenverbänden (Ring bzw. Bivalent) liegen, spalten sie unabhängig voneinander, ein Teil der Zygoten wird also für beide homozygot sein. Es ist daher eine Spaltung von 7 letal (taub): 9 normal zu erwarten. Die Homozygoten des 12-Ring-Anteils von *gaudens* fallen aus, ebenso die *flavens*-Homozygoten des Bivalents. Das letztere macht sich in der Spaltung der Konfiguration nicht bemerkbar, aber der Ausfall der gaudens-Homozygoten des 12-Ringes verschiebt das sichtbar werdende Spaltungsverhältnis Ring : Bivalente = 1 : 1 (1 × *flavens*: 2× Ring : 1× *gaudens*) nach 2 : 1. Dieses theoretische Verhältnis wird durch Gonenkonkurrenz gestört. Im Pollen ist *s* gegen $+^s$ unterlegen, wodurch nicht nur *s*, sondern der ganze mit *s* gekoppelte Komplex *flavens* in der Pollenschlauchkonkurrenz benachteiligt ist. Es werden vorwiegend *gaudens*–$+^s$-Pollen zur Befruchtung gelangen, dabei mit Eizellen zusammentreffend, die *flavens*–*s* oder *gaudens*–$+^s$ sind, und mit den letzteren taube Samen ergeben. Die Nachkommenschaft aus Selbstung von *flavens · gaudens* besteht also fast ausschließlich wieder aus der gleichen Komplexkombination. Eine unter den Pflanzen der F_2 sichtbar werdende Spaltung kann nur zustande kommen, wenn einzelne Chromosomenstücke zwischen den Komplexen ausgetauscht werden und die darin liegenden Gene bei Kombination mit dem an dieser Stelle unveränderten antagonistischen Komplex homozygot auftreten. In geringer Menge werden sich auch Pflanzen finden, die 2-*flavens*-Anteile des 12-Ringes enthalten. Diese werden fast reine *lutescens* sein, da sie 12-*flavens-Chromosomen* homozygot besitzen, mit Ausnahme von Veränderungen, die an einzelnen davon durch crossing-over entstanden sind. Nur diese *lutescens* können die Eigenschaft *sulfurea*-Blüten zeigen.

b) *Die Spaltungen in der F_2.* Die Untersuchung der F_2 ergab 30,8% tauber Samen unter 250, bei 166 keimfähigen Samen. Gepflanzt wurden 107 Pflanzen, unter den eingegangenen Sämlingen werden sich eine Reihe *lutescens* befunden haben.

Die Aufzucht bietet ein sehr einheitliches Bild. Alle Pflanzen sind ungetupft, gelbblütig, mit breiten Blättern und sehr langen, dünnen Kelchblattspitzen. Die Blüten sind mittelgroß, zwischen einzelnen Pflanzen etwas variierend. Bei genauerer Betrachtung ist jedoch eine Aufspaltung nach mehreren Merkmalen festzustellen. Die Gipfelform ist spitz oder breit (nicht genau ausgezählt). Der Hauptsproß kann die charakteristische Verkümmerung zeigen, die bereits aus anderen *flavens*-Kreuzungen bekannt ist (77 normal : 30 verkümmert). Die Wuchsform spaltet nach hochwüchsig oder Zwerg (53 : 24 Pflanzen). Bei einigen Pflanzen mit normalem Hauptsproß ist dieser in der Blütenregion gabelig gespalten (15 gespalten : 67 normal). Eine Pflanze hatte einen schon am Beginn der Infloreszenz gespaltenen Gipfel, dessen beide Äste nach Bildung einiger Blüten in der typischen Weise verkümmerten. Von den Allelen *anomala* und *nana* ist bereits bekannt, daß sie aus *flavens* stammen. Bei den Pflanzen, die diese Eigenschaften zeigen, sind also diese Allele von *flavens*

an *gaudens* abgegeben worden. Das Merkmal „gegabelter Hauptsproß" *(dichotoma)* wurde noch in keiner Nachkommenschaft einer *flavens*-Kreuzung beobachtet. Dagegen tritt es ebenfalls bei ^{h}*Hookeri* · *gaudens* auf und auch einzelne Pflanzen der *Oe. Lamarckiana* DE VRIES zeigen die Anomalie. Es ist also sicher, daß dieses Merkmal durch ein aus *gaudens* stammendes Allel bedingt wird. Die Häufigkeit im Auftreten des Merkmals läßt zunächst vermuten, daß die Homozygoten oft vorkommen, der Austausch also sehr hoch ist. Für eine Berechnung des crossing-over-Wertes sind die gefundenen Zahlen aber nicht brauchbar, wegen der Besonderheit dieses Merkmals, die sich an den weiteren Nachkommenschaften zeigt, nämlich sich in einer gewissen Anzahl von Fällen auch an den Heterozygoten zu manifestieren (vgl. die Rückkreuzungen und ^{h}*Hookeri* · *gaudens*). Hierdurch werden zu viele Austauschindividuen vorgetäuscht, wobei das Ausmaß dieser Täuschung nicht abgeschätzt werden kann. Von 3 Pflanzen wurde die Konfiguration bestimmt. Gefunden wurde immer 12 2.

c) *Weitere Kreuzungen. 1. Rückkreuzung mit flavens.* Die Rückkreuzung der F_1 mit *Oe. suaveolens sulfurea (flavens)* ergab, wie erwartet, 50% tauber Samen (79 unter 150). Die Blütenfarbe spaltet nach gelb : *sulfurea* = 17 : 20. Ein normaler Hauptsproß wurde bei 12 Pflanzen gebildet, Verkümmerung trat bei 25 ein. Drei Pflanzen hatten eine gespaltene Infloreszenz. Bei allen Pflanzen sind die Kelchblattspitzen lang-dünn und die Gipfel spitz, Blüten mittelgroß. Die Griffellänge zeigt eine Spaltung, die nicht genau ausgezählt wurde. Zwerge wurden nicht beobachtet, trotzdem diese in einer Rückkreuzung mit *flavens* zu 50% zu erwarten wären. Der Grund für das Fehlen ist, daß die Pflanzen der Konstitution *na/na*, also *flavens/flavens*, zugleich vorwiegend für *ano/ano* homozygot sein werden. Sie haben daher einen verkümmerten Hauptsproß und werden nicht als Zwerge erkannt. Die geringe Wuchshöhe kann sich nur ausprägen an crossing-over-Individuen der Konstitution *gaudens–na / flavens–na* oder *flavens–na* $+^{ano}$ / *flavens–na–ano*, die unter der geringen Anzahl nicht auftraten. Die *sulfurea*-Pflanzen sollten vorwiegend die Konstitution *flavens/flavens* haben, da in *flavens* · *gaudens s* im 12-Ring liegt und mit den Komplexen gekoppelt ist.

Wie erwartet, zeigt sich zwischen den Merkmalen *anomal* und *sulfurea* eine deutliche Koppelung durch die Bevorzugung der Kombinationen verkümmert + *sulfurea* und normal + gelb. Die in der Rückkreuzung auftretenden 3 Pflanzen mit gespaltenem Sproß sind interessant deshalb, weil sie das Allel *dich* nur heterozygot enthalten können und dieses sich hier dominant verhält über $+^{dich}$. Die gleiche Erscheinung eines Dominanzwechsels wurde bereits mehrfach an anderen Genen festgestellt *(falcifolia, anomala, geniculata)*. Hierauf wird später noch einzugehen sein.

2. F_3-Generationen. Eine Reihe von Pflanzen der F_2 und F_1R wurden geselbstet und mit *flavens* rückgekreuzt, vor allem um die Erscheinung des Dominanzwechsels weiter aufzuklären. Das Aussehen der Nachkommenschaft wurde jeweils nur für die Eigenschaften protokolliert, deren Verhalten mit der betreffenden Kreuzung geprüft werden sollte.

43/138 (*flavens* · *gaudens* F_2, Pflanze mit gespaltenem Gipfel) selbst. Die Nachkommenschaft bestand aus 40 Pflanzen mit normalem Sproß, 4 verkümmert, keine gespalten. Die F_2-Pflanze war also trotz des gespaltenen Hauptsprosses für *dich* nicht homozygot, da sonst alle Pflanzen der Nachkommenschaft das Merkmal zeigen müßten. Das Allel *dich* muß sich dominant verhalten haben, während es in der Nachkommenschaft wieder rezessiv ist und wegen der Heterozygotie nicht zur Auswirkung gelangt. Die F_2-Pflanze war *flavens* · *gaudens* (Konfiguration 12 2); homozygote *dich/dich*-Pflanzen, die unter allen Umständen das Merkmal zeigen müssen, können daraus nur als crossing-over-Individuen hervorgehen, die unter der geringen Individuenzahl nicht auftreten. Außerdem muß die Stammpflanze noch heterozygot für Verkümmerung des Hauptsprosses gewesen sein. Das Allel *ano* verhielt sich normal rezessiv.

43/140 (*flavens* · *gaudens* F_2, Pflanze mit verkümmertem Hauptsproß) selbst. 33 normale Pflanzen, 7 mit verkümmertem Gipfel, 4 gespalten. Zwei Sämlinge hatten deutlich sichelförmig verkümmerte Blätter und gingen als sehr kleine Rosetten ein. Diese Pflanze verhielt sich umgekehrt wie die vorige. Sie war ebenfalls heterozygot für *dichotoma* und *anomala*, wie das Auftreten beider Formen neben den Normalen erweist. In der F_2-Pflanze war das Allel *dich* rezessiv, das Allel *ano* dagegen dominant, während in der F_3, wenigstens in den meisten Individuen, beide rezessiv sind gegen ihre normalen Allele $+^{dich}$ und $+^{ano}$.

43/143 (*flavens · gaudens* F_2, normale Pflanze) selbst. Normaler Sproß 50 Pflanzen, verkümmert 100, gespalten 16. Die Ausgangspflanze war also für beide Eigenschaften heterozygot mit Dominanz der normalen Allele.

43/148 F_1♀R, Pflanze mit verkümmertem Hauptsproß × *suaveolens sulfurea*. Die 16 Pflanzen sind *sulfurea*-blütig, mit den typischen *lutescens*-Defekten an den Petalen, zwergwüchsig, ziemlich schmalblättrig. Alle haben einen verkümmerten Hauptsproß, 4 dieser Pflanzen bildeten bei der 2. Blütezeit im Herbst noch einige Blüten, wonach der Gipfel endgültig verkümmerte. Die Ausgangspflanze war für *anomala* homozygot und der Komplexkonstitution nach *flavens · flavens*, da in der Nachkommenschaft *flavens · gaudens* fehlt.

43/150. Weiter wurde aus der F_1R eine der 3 Pflanzen mit gespaltenem Gipfel geselbstet. Die Nachkommenschaft bestand aus 32 normalen Pflanzen und 4 mit gespaltenem Sproß. Drei Sämlinge waren sichelblättrig und gingen sehr früh ein. Dies beweist, daß die Ausgangspflanze für *dichotoma* heterozygot war. Es liegt also keine Konversion des normalen Allels zu *dich* vor, da sonst die Nachkommen einheitlich „gespalten" sein müßten, sondern die Dominanzverhältnisse waren derart verschoben, daß das eigentlich rezessive Allel dominant wurde, und zwar nicht durch eine erneute Mutation für dauernd, sondern nur in dieser einen Pflanze. In den Nachkommen verhält es sich wieder normal rezessiv wie in der F_1 und in den meisten Pflanzen der *Oe. Lamarckiana* de Vries.

43/149. Eine Pflanze der F_2 mit gespaltenem Gipfel wurde rückgekreuzt mit *Oe. Lamarckiana* de Vries, und zwar mit Pollen einer Pflanze, die ebenfalls einen dichotom gespaltenen Hauptsproß aufwies. Es entstanden 35 *velutina* mit normalem Sproß und 4 *laeta* mit gespaltenem Sproß. Demnach kann angenommen werden, daß die F_2-Pflanze für *dichotoma* homozygot war, die *Oe. Lamarckiana* dagegen heterozygot mit *dich-gaudens*/$+^{dich}$ *velans* und den Dominanzwechsel zeigte, der also auch in der reinen Art auftreten kann.

43/135. Aus *Oe. flavens · velans* (42/201) × *Lamarckiana* Renner zeigte eine *laeta* den verkümmerten Gipfel. Die Pflanze kann der Herkunft nach nur heterozygot für *ano* sein. Ihre durch Selbstung gewonnene Nachkommenschaft bestand aus 7 Pflanzen mit normalem Sproß und schwach gewellten Brakteen, 39 normalen mit stark gewellten Brakteen und 2 mit verkümmertem Gipfel. Drei der normalen Pflanzen bildeten unter der 1. Blüte eine Anzahl gestauchter Internodien. Die Blätter saßen fast in einer Rosette, so wie bei den Pflanzen, bei denen dann die Verkümmerung eintritt. Es folgten einige langgestreckte Internodien und ein normaler Blütensproß mit stark gewellten Brakteen.

d) Zusammenfassung. Zusammenfassend ist über die Nachkommenschaft von *flavens · gaudens* zu sagen: Es bestehen 2 Koppelungsgruppen, eine im Bivalent mit dem Letalfaktor von *flavens* let_{fl}/$+^{let_{fl}}$ und eine im 12-Ring. Die letztere enthält Gene für Blütenfarbe, Griffellänge, Gipfelform, Zwergwuchs, Verkümmerung und gabelige Spaltung des Hauptsprosses. Die Allele *s*, *na*, *ano*, $+^{de}$, $+^{dich}$ und für kurze Griffel stammen aus *flavens*. Aus *gaudens* kommen $+^{s}$, $+^{na}$, *de*, $+^{ano}$, *dich*, lange Griffel. Beide Komplexe stimmen überein in $+^{P}$ (ungetupfte Stengel) und für lange Kelchblattspitzen. Alle Gene können aus dem 12-Ring heraus eine Spaltung zeigen, die auf crossing-over beruht. Für *s* wurde kein Austausch beobachtet. Für die Gene *anomala* und *dichotoma* wurde Dominanzwechsel festgestellt und durch eine weitere Generation verfolgt.

V. flavens · stringens.

a) Spaltung der Merkmale in der F_2. Die Komplexkombination *flavens · stringens* aus der Kreuzung *Oe. suaveolens sulfurea* × *strigosa*, also im *suaveolens*-Plasma, wurde bereits früher untersucht (Oehlkers 1926, Harte 1942). Auch die gleichen Komplexe im *strigosa*-Plasma wurden bereits kurz behandelt (Oehlkers und Harte 1943). Die Nachkommenschaft der Kreuzung *Oe.* ([*strigosa* × *suaveolens sulfurea*] *deprimens · flavens* × *strigosa*) *flavens · stringens* wurde jedoch nur im Hinblick auf das Auftreten der Pollensterilen betrachtet. Die Protokolle geben aber noch Aufschluß über eine Reihe anderer Fragen, die im Zusammenhang mit den weiteren hier besprochenen Bastardnachkommen wichtig sind. Die beiden zur Verfügung stehenden Kreuzungen sind:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1941/66	*Oe. ([strigosa × suaveolens sulfurea]) deprimens · flavens × strigosa) flavens · stringens*/selbst	F_2	1942
1941/73	*Oe. ([strigosa × suaveolens sulfurea]) deprimens · flavens × strigosa) flavens · stringens × strigosa*	F_1♀R	1942

Die Selbstung des auf oben beschriebene Weise hergestellten Bastards *stringens · flavens* im *strigosa*-Plasma ergibt eine Spaltung nach den gleichen Merkmalen, wie sie im *suaveolens*-Plasma auftritt, aber mit charakteristischen Abweichungen in den Spaltungszahlen.

Punctata-sulfurea. Die Spaltung nach der Stengeltupfung und Blütenfarbe ergibt 78 gelb-getupft und 16 *sulfurea*-ungetupft, ($P = 0{,}1$—$0{,}05$ für 3 : 1), also eine sehr geringe Anzahl von *sulfurea*-Pflanzen.

Pollensterilität, fr. Die Pollensterilität spaltet nach 63 fertil : 31 steril ($P = 0{,}1$—$0{,}05$ für 3 : 1). Hier ist also ebenfalls der *stringens*-Faktor bevorzugt gegenüber dem *flavens*-Allel.

Stengelspitze, rutila. Unter den getupften Pflanzen ist bei 56 der Stengel bis zur Spitze grün, bei 22 rot angelaufen ($P = 0{,}7$—$0{,}5$ für 3 : 1). Hier findet sich die unifaktorielle Spaltung wieder, die schon früher bei *flavens · stringens* für dieses Merkmal beschrieben wurde (HARTE 1942).

Kapselstreifung. Die Kapseln sind bei 23 Pflanzen dunkelrot gestreift, bei 36 schwach rotgestreift, bei 19 Pflanzen ganz grün. Die Verteilung weist von einer intermediären Spaltung 1 : 2 : 1 keine gesicherte Abweichung auf ($P = 0{,}7$—$0{,}5$). Hier ergibt sich ein Unterschied zur Vergleichskreuzung *flavens · stringens* im *suaveolens*-Plasma, bei der die rotgestreiften Kapseln äußerst selten waren und nur an Pflanzen mit roter Stengelspitze auftraten. Es ist zu bedenken, daß *flavens* nicht direkt aus *Oe. suaveolens sulfurea*, sondern aus *flavens · deprimens* in den Bastard gelangte. Dabei können natürlich Allele aus *deprimens* durch crossing-over an *flavens* übergegangen sein, so daß Abweichungen in den Spaltungsverhältnissen gegenüber *flavens · stringens* im *suaveolens*-Plasma hervorgerufen werden.

b) Die Korrelationen zwischen den einzelnen Merkmalen. Für die Kombination der Gene *s–fr* wird nach den früheren Ergebnissen an *flavens · stringens* eine Koppelung mit 50% Austausch erwartet. Schon die Betrachtung der beiden Einzelspaltungen legte die Vermutung nahe, daß hier die Verhältnisse etwas anders liegen. Der geringen Benachteiligung von *s* in der Gonenkonkurrenz entsprach eine Bevorzugung von *fr*, was nur möglich ist, wenn die Koppelung einen Austauschwert von weniger als 50% ergibt, so daß *fr* häufiger mit $+^s$ zusammentrifft als mit *s* und dadurch die Spaltung von steril : fertil durch die Gonenkonkurrenz von *s* gegen $+^s$ beeinflußt wird. Die Berechnung des Austausches zwischen beiden Loci ergab 43,9% crossing-over (Formeln von IMMER 1936). Da hier der Abstoßungsfall vorliegt, $fr\ +^s/+^{fr}\ s$, tritt die Koppelung in den Spaltungszahlen und im Korrelationskoeffizienten ($r = 0{,}077$) nicht sehr augenfällig hervor. Der Wert ist aber gesichert von 50% verschieden. Eine Untersuchung des χ^2 ergibt folgendes: Für freie Rekombination (Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1) ist $P = 0{,}1$—$0{,}05$, eine Übereinstimmung der gefundenen Spaltung mit dieser Annahme ist gerade noch möglich. Unter Zugrundelegung der Erwartung bei Koppelung im Abstoßungsfall mit 44% crossing-over wird das χ^2 etwas kleiner. Das gleiche ist der Fall, wenn freie Rekombination angenommen wird, zusammen mit einer aus der Spaltung *sulfurea* : gelb errechneten Benachteiligung von *s*-Gonen in einem Geschlecht im Verhältnis $s : +^s = 0{,}34 : 0{,}66$ statt 0,5 : 0,5. Erst wenn beide Störungen der Rekombination, Koppelung sowohl wie Gonenkonkurrenz, der Berechnung der Erwartungswerte zugrunde gelegt werden, ergibt sich ein noch geringeres χ^2 mit $P = 0{,}2$—$0{,}1$. Bei dieser Annahme kommt also die gefundene Verteilung der Erwartung am nächsten und es kann daher angenommen werden, daß sie den tatsächlich vorliegenden Verhältnissen am besten entspricht.

Die Pollensterilität ergibt mit Stengelfarbe und Kapselstreifung freie Spaltung. Zwischen diesen beiden Farbmerkmalen besteht dagegen eine deutliche Korrelation mit Bevorzugung der Kombination von rotgestreiften Kapseln mit roter Stengelspitze, während die Pflanzen mit blaßroten Streifen oder grünen Kapseln meist grüne Stengel haben. Pleiotropie eines Gens kann nicht vorliegen, da auch alle anderen Kombinationen vertreten sind. Die Größe des Korrelationskoeffizienten läßt auf Koppelungsfall schließen. Ein Gen, das auf die

Untersuchung der Rekombination fr–s in der F_2 von flavens · stringens.

Zu prüfende Annahme	χ^2	P
1. Freie Rekombination ohne Störung	7,6	0,1—0,05
2. Koppelung im Abstoßungsfall mit 44% Austausch *(fr $+^s$/$+^{fr}$ s)*	6,547	0,1—0,05
3. Benachteiligung von $s : +^s = 0{,}34 : 0{,}66$ in einem Geschlecht . . .	6,435	0,1—0,05
4. Störung der Spaltung durch Koppelung mit 44% Austausch und Gonenkonkurrenz	4,827	0,2—0,1

Kapselstreifung einwirkt, muß mit dem Locus für Stengelspitzenfärbung *rutila* gekoppelt sein, wobei das rezessive Allel für dunkelrote Streifen *striatocarpa* zusammen mit *ru* aus *stringens* stammt, das Allel $+^{car}$ (grüne Kapseln) zusammen mit $+^{ru}$ aus *flavens*. Andere als Modifikatoren wirkende Gene spalten unabhängig von dieser Gruppe.

		Anthere		$r \pm f$
		steril	fertil	
Blüte	gelb	27	51	
	sulfurea	4	12	

		Stengelspitze		$r \pm f$
		rot überlaufen	grün	
Kapsel	rot gestreift	15	8	
	blaßrot gestreift	5	31	0,537 ±
	grün	2	17	

c) *Rückkreuzung mit stringens.* Der Bastard *flavens · stringens* im *strigosa*-Plasma wurde mit *Oe. strigosa* rückgekreuzt. Die Spaltung nach pollensteril : fertil = 52 : 23 weicht eindeutig von der Erwartung 1 : 1 ab ($P < 0{,}01$). Da der Bastard die Eizellen lieferte, zeigt dies Ergebnis, daß hier der *stringens*-Anteil gegenüber dem *flavens*-Anteil überlegen ist in der Konkurrenz um die Bildung des Embryosackes und mehr *fr*-Eizellen als solche mit $+^{fr}$ gebildet werden. Bei der Entscheidung darüber, ob der Einfluß von einem bestimmten Gen oder vom ganzen Chromosom 2 3 ausgeht, in dem *fr* liegt, ist zu bedenken, daß eine ähnliche Benachteiligung des *flavens*-Chromosoms 2 · 3 bereits in der Kombination *flavens* · ^{h}*franciscana* festgestellt wurde. Die Anwesenheit des Allels *fr* kann daher als Ursache ausgeschieden werden; als solche kommen nur Allele in Frage, die ^{h}*franciscana* und *stringens* gemeinsam besitzen und in denen sich beide Komplexe von *flavens* unterscheiden. Es kann also sein, daß der Einfluß vom Locus *s* ausgeht, was aber hiermit noch nicht exakt nachgewiesen ist, sondern nur vermutet werden kann. Die Pollenschlauchkonkurrenz kann als Ursache für den Ausfall an *sulfurea*-Pflanzen in der F_2 zwar nicht ganz ausgeschlossen werden, ist aber sicher nicht sehr groß. Sie wird in ihrer Auswirkung verstärkt durch eine in gleicher Richtung wirkende Embryosackkonkurrenz, wodurch *fr*–$+^s$ in größerer Häufigkeit in den Eizellen auftritt als $+^{fr}$–*s*. Diese Erscheinung wurde bei *flavens · stringens* im *suaveolens*-Plasma nicht beobachtet.

Die Stengelspitze ist bei 19 Pflanzen rot überlaufen, bei 56 grün. Die Kapselstreifung läßt 3 Intensitätsstufen erkennen: dunkelrote Streifen, blaßrote und sehr schwach rötliche Streifen, die schnell verblassen und an älteren Kapseln nicht mehr erkennbar sind. (Spaltung 15 : 29 : 30.) Diese Spaltung weicht ab von derjenigen, die in der entsprechenden Kreuzung mit reinem *flavens* gefunden wurde, wo außer grün und dunkelroten Streifen keine Abstufungen der Färbung auftraten. Das Vorhandensein von mehreren Formen zeigt, daß hier mehrere Gene auf die Kapselstreifung einwirken. Die Allele für blaßrote Färbung müssen aus *deprimens* stammen, da *flavens* Anlagen für grüne, *stringens* für dunkelrotgestreifte Kapseln enthält. Es liegt also an einem Locus eine Allelenserie von 3 Gliedern vor: grün aus *flavens*, blaßrot aus *deprimens*, dunkelrot aus *stringens*. Das *stringens*-Allel

muß rezessiv sein gegenüber den beiden anderen Gliedern der Reihe, da in den Rückkreuzungen mit diesem Komplex eine Spaltung eintritt. Außerdem ist „grün"-dominant über das *deprimens*-Allel, wie sich aus der F_1 *deprimens · flavens* ergibt, die grüne Kapseln bildet.

Die Untersuchung der Korrelationen zeigt die aus der F_2 bekannte Koppelung *rutila-striatocarpa* mit Bevorzugung der Kombinationen von rot überlaufener Stengelspitze mit dunkelroten Kapselstreifen und blassen Streifen mit grünem Stengel. Durch diese Koppelung ist die oben festgestellte Allelenreihe mit *striatocarpa* identifiziert. Die Allele sind: car_{st} = dunkelrot (aus *stringens*), car_{l} = blaßrot (aus *deprimens*) und $+^{car}$ = grüne Kapseln (aus *flavens*).

Die Färbung der Stengelspitze und die Pollensterilität sind unabhängig voneinander. Zwischen Kapselstreifung und Pollensterilität besteht dagegen keine freie Rekombination. Die Fertilen haben bevorzugt blaßrote und seltener auch dunkelrote Kapseln, während für die Sterilen das Maximum bei den Pflanzen mit sehr blasser Ausfärbung liegt. Demnach muß ein Modifikator der Färbung der *s*-Gruppe, zu der *fr* gehört, zugewiesen werden, in der Kombination von dunklerer Färbung +fertil und abgeschwächter Färbung +pollensteril. Ob es sich dabei um Allele von *rubrivittata*, dem Kapselstreifungsgen der *s*-Gruppe, handelt, kann nur auf Grund dieses einen Befundes nicht entschieden werden.

		Kapselstreifen			
		dunkelrot	blaßrot	sehr schwach rötlich	
Stengelspitze	rot	15	4	—	
	grün	—	25	30	
Antheren	fertil	4	18	1	
	pollensteril	11	11	29	$P_{hom} < 0{,}01$

d) Zusammenfassung. Zusammenfassend ergibt sich, daß die Spaltung von *flavens · stringens* im *strigosa*-Plasma einige wesentliche Unterschiede gegenüber der gleichen Komplexkombination im *suaveolens*-Plasma aufweist. Diese beziehen sich auf die Gonenkonkurrenz sowohl im Pollenschlauch wie im Embryosack und auf das crossing-over zwischen den Loci *fr* und *s*, das im einen Fall 50% beträgt, in der vorliegenden Kombination dagegen mit 43,9% so viel geringer ist, daß die Folgen einer Koppelung deutlich zutage treten. Es sind 3 Koppelungsgruppen vorhanden: Die 1. enthält *s–fr* und den Modifikator für rote Kapselstreifung. Aus anderen Kreuzungen ist bekannt, daß hierher noch *de* und *na* gehören. *flavens*-Allele sind *s*, $+^{fr}$, $+^{P}$, dunkle Streifen; *stringens*-Allele $+^{s}$, *P*, *fr*, blasse Streifung der Kapseln. Die 2. Koppelungsgruppe besteht aus Genen für Färbung der Stengelspitze und Kapselstreifung *rutila* und *striatocarpa*, mit jeweils „grün" in *flavens*. Das Allel „blaßrot" stammt aus *deprimens*. Dazu kommt noch eine 3. Gruppe im Ring 5 · 6 · 13 · 14 mit dem Letalfaktor aus *flavens*.

VI. ^{h}Hookeri · stringens.

a) Allgemeines. Für die Bearbeitung dieser Komplexkombination stehen 2 Gruppen von Kreuzungen zur Verfügung mit *Oe. Hookeri* gelbblütig und *Oe. Hookeri sulfurea* als ♀ Elter der F_1. Im ganzen stimmen die Ergebnisse beider Kreuzungsgruppen überein. In einigen Punkten ergeben sich charakteristische Abweichungen, die im Hinblick auf allgemeine *Oenotheren*-Fragen von Interesse sind. Die F_1 der Kreuzung *Oe. (Hookeri × strigosa)*, die zunächst behandelt werden soll, besteht einheitlich aus Pflanzen der Konstitution ^{h}*Hookeri · stringens*. Der Phänotyp wurde bereits früher beschrieben (RENNER 1925, OEHLKERS 1926). Die Konfiguration ist 4 4 2 2 2. Entsprechend der Anzahl der unabhängigen Chromosomenverbände sind 5 Koppelungsgruppen zu erwarten. Die F_1 und alle Folge-

generationen haben mit *Oe. strigosa* gemeinsam, daß sie schwer zum Schießen kommen und leicht als Rosetten liegen bleiben, besonders bei später Aussaat.

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1938/314	*Oe. (Hookeri* × *strigosa) hHookeri · stringens/selbst*	F_2	1939
1938/315	*Oe. (Hookeri* × *strigosa) hHookeri · stringens* × *strigosa*	F_1 ♀R	1942
1938/169a	III d pollensteril × *hHookeri · stringens*	F_1 ♂R	1942
1939/173	*Oe. (Hookeri* × *strigosa) hHookeri · stringens*/selbst	F_2	1942
1939/174a	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 8 aus 38/314)/selbst	F_3	1942
1939/174b	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 10 aus 38/314)/selbst	F_3	1942
1939/174c	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 18 aus 38/314)/selbst	F_3	1942
1939/174d	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 19 aus 39/314)/selbst	F_3	1942
1939/174e	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 67 aus 38/413)/selbst	F_3	1942
1939/174f	*Oe. hHookeri · stringens* F_2 (Pflanze 58 aus 38/314)/selbst	F_3	1942
1939/175a	*Oe. hHookeri · stringens* × *Hookeri* (Pflanze 76 aus 38/314)	F_2 ♀R	1942
1939/175b	*Oe. hHookeri · stringens* × *Hookeri* (Pflanze 66 aus 38/314)	F_2 ♀R	1942

b) *Spaltung der Merkmale in der* F_2. Von 600 Samen der F_2 keimten 414, rund 25% waren taub oder nicht keimfähig (nicht getrennt ausgezählt). Gepflanzt wurden 305 Pflanzen, von denen bis zum Auszählen noch 87 eingingen. Von dieser F_2 wurden keine Fixierungen von Einzelpflanzen vorgenommen, es können also keine Aussagen über einen Zusammenhang zwischen bestimmten Merkmalen und der Konfiguration gemacht werden, hierfür sei aber auf *hHookeri sulfurea · stringens* verwiesen.

Verzweigung. Die F_2 ist sehr uneinheitlich. Die Pflanzen zeigen eine große Variabilität in der Höhe und der Anzahl der Rosettenseitenzweige. Die Übergänge zwischen den Extremen sind so fließend, daß eine Klassifizierung und damit eine genaue Auswertung unmöglich ist.

Knirps. Es finden sich mehrere Spaltungen wieder, die von *flavens · stringens* her bekannt sind und dort als sicher unifaktoriell bedingt nachgewiesen werden konnten. Der erste Faktor ist *kr* (Oehlkers 1926), der homozygotisch „Knirpse" hervorruft. Unter 403 Pflanzen traten 98 Knirpse und 305 normale auf. Gezählt wurde kurz vor dem Auspflanzen, da hier, wie bei *flavens · stringens*, an den jungen Rosetten beide Typen eindeutig unterschieden werden können. Die Spaltung entspricht mit $P = 0{,}8—0{,}7$ einem Verhältnis von 3 : 1.

Pollensterilität. Von der Pollensterilität ist bekannt, daß sie durch das Allel *fr* bedingt wird (Oehlkers 1926). Die Sterilen treten zwar auf, aber in stark verminderter Anzahl (2 : 215). Die Ursachen dieses Rezessivenausfalls, der auch von Renner und Oehlkers beobachtet wurde, können erst später im Zusammenhang mit den Ergebnissen von *hHookeri sulfurea · stringens* geklärt werden (Renner 1925, Oehlkers 1926).

Gekrümmter Hauptsproß (*geniculata*, Harte 1942). Die Sproßachse ist meist normal, gerade gewachsen, kann aber auch verkrümmt sein, verursacht durch das Allel *geniculata*. Gezählt wurden 188 normale und 30 verkrümmte Pflanzen. Dies ist nicht das erwartete 3 : 1 Verhältnis. Die Ausprägung des Merkmals „Stengelverkrümmung" zeigt eine starke Variabilität von leichter Knickung des Sprosses an der jungen Pflanze, die bald wieder rückgängig gemacht wird, bis zu extremen Verwachsungen, wie dies auch schon bei *flavens · stringens*-Nachkommen gefunden wurde. Es ist möglich, daß hier, trotzdem die Feststellung des Merkmals an den jungen Pflanzen erfolgte, doch eine Anzahl von Individuen, die besonders geringe Ausbildung der Verkrümmung zeigten, übersehen wurde und der Ausfall an Rezessiven erklärt werden kann durch nur geringe phänotypische Manifestation des Merkmals an einem Teil der Rezessiven, die so der Beobachtung entgingen.

Kelchblattspitzen. Die Knospenspitzen sind mäßig lang und dünn (169 Pflanzen) oder kurz und dick, *Hookeri*-ähnlich (49 Pflanzen), 6 Pflanzen nehmen eine Mittelstellung ein. Bei unifaktorieller intermediärer Vererbung müßten die Mittelformen in der Mehrzahl sein, bei einer Störung der Spaltung etwa durch Gonenkonkurrenz zum mindesten häufiger als die seltenere der beiden Extremformen. Die Mittelformen sind aber gerade die seltensten.

In Analogie mit den Ergebnissen an *flavens · hHookeri* und *flavens · hfranciscana* kann angenommen werden, daß ihr Auftreten durch mehrere Erbfaktoren bedingt ist. Die Verhältniszahlen weichen stark ab von denjenigen in anderen Kreuzungen, wo die Mittelformen sehr viel häufiger sind. Es müssen hier kompliziertere Spaltungsverhältnisse vorliegen.

Blütengröße. Die Blütengröße zeigt eine große Variationsbreite, schwankend zwischen der Größe von *Oe. Hookeri* und *Oe. strigosa* mit vielen Zwischenformen, die sich aber in 4 Größenklassen einteilen lassen. Die Grenzen zwischen den Klassen sind ziemlich sicher zu unterscheiden, innerhalb einer Klasse lassen sich jedoch meist 2—3 Formen feststellen, ohne daß hier eine scharfe Trennung möglich wäre. Es liegt also sicher eine polymere Spaltung vor mit vollkommen unübersichtlichen Verhältnissen (groß 31, mittel 95, klein 87, sehr klein 4).

Stengelfärbung. Die Verteilung des Anthozyans in den verschiedenen Pflanzenteilen ist sehr mannigfaltig. Unterschiede in der Färbung sind festzustellen an Stengel, Knospen, Hypanthium und Kapseln. Die Spaltung nach Stengel- und Knospenfärbung wurde schon von RENNER erwähnt (RENNER 1925). Hier seien nur die vorkommenden Spaltungszahlen aufgeführt, ihre Auswertung kann erst später im Zusammenhang mit der Besprechung anderer Kreuzungen geschehen. Stengel: ganz dunkelrot, wie bei *Oe. Hookeri*, an 114 Pflanzen, oder grün mit roten Tupfen bei 104 Pflanzen.

Färbung der Stengelspitze. Grün 39 Pflanzen : rot überlaufen 163 Pflanzen. 10 Pflanzen hatten nur schwach rot angelaufene Stengelspitzen. Das kräftige Rot der Spitze ist deutlich verschieden von dem bräunlichen Dunkelrot des Stengels. Dieses Merkmal ist ebenfalls schon aus *flavens · stringens* bekannt und ist dort unifaktoriell bedingt durch das Gen *rutila*, mit Rezessivität von rot (*ru*, HARTE 1942). Die hier gefundenen Zahlen 173 rot : 39 grün deuten auf andere Spaltungsverhältnisse hin. Eine Erklärung gäbe die Annahme einer bifaktoriellen Spaltung. Bei der Besprechung der Korrelationen ist hierüber eine Entscheidung möglich.

Knospenfarbe. Knospen kräftig rot gefärbt (wie *Oe. Hookeri*) 152 Pflanzen, oder verwaschen rot, fast grün, mit roten Tupfen 65 Pflanzen. Das Verhältnis sieht zunächst wie eine unifaktorielle 3 : 1-Spaltung aus, wobei „rot" dominant wäre. Diese Deutung kann nicht stimmen, da die F_1 fast grüne Knospen hat, die diese Ausprägung des Merkmals bedingenden Allele also dominant sein müssen. Es liegen hier kompliziertere Verhältnisse vor, durch die eine unifaktorielle Spaltung vorgetäuscht wird. Die Ergebnisse der einzelnen F_3-Aufzuchten bestätigen diese Ansicht.

Hypanthiumfarbe. Dunkelrot 130 Pflanzen; hellrot 78 Pflanzen; grün 9 Pflanzen. Das Grün ist nie ganz rein, es sind immer rote Tupfen und Streifen vorhanden.

Kapselstreifung. Grün 173 Pflanzen oder rot gestreift 40 Pflanzen. Eine Pflanze hatte Kapseln mit nur schwachen roten Streifen.

c) Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. 1. Koppelungsverhältnisse von kr, ge, fr und der Blütengröße. Die einzelnen Merkmale sind in ihrem Auftreten nicht unabhängig voneinander. Sie zeigen bestimmte Korrelationen, die Rückschlüsse auf Koppelung der sie bedingenden Gene zulassen. Eine Korrelation mit dem Knirpsfaktor kann naturgemäß nicht festgestellt werden, da die Rezessiven nicht zur Beobachtung gelangen. Eine Koppelung mit dem Pollensterilitätsfaktor *fr* kann nicht analysiert werden wegen der zu geringen Anzahl der Rezessiven, bei der eine Berechnung des Korrelationskoeffizienten nicht möglich ist. Das einzige Merkmal, das mit keinem anderen eine auch nur annähernd gesicherte Korrelation zeigt, ist die Verkrümmung des Stengels. $ge/+^{ge}$ bildet eine eigene Koppelungsgruppe, der bisher keine weiteren Gene zugewiesen werden können. Die Blütengröße zeigt eine geringe, aber gesicherte Korrelation mit allen Merkmalen außer der Stengelfärbung und Stengelkrümmung (r zwischen 0,136 und 0,191), was bei diesem durch mehrere Gene bedingten Merkmal auch zu erwarten ist. Alle übrigen Merkmale ergeben mit mehreren anderen eine Korrelation, die sicher von 0 verschieden ist.

2. Korrelation zwischen Knospenform, Stengelfarbe und Kapselstreifung. Für die Form der Knospenspitzen in Kombination mit der Stengelfärbung ist die Korrelation sehr eng. Da hier alle möglichen Typen in ziemlicher Häufigkeit auftreten, kann auf das Vorliegen des Koppelungsfalles geschlossen werden. Nach dem Phänotyp der F_1 sind grüner Stengel und spitze Knospen dominant über rote Stengel und stumpfe Knospen. Die beiden rezessiven Eigenschaften finden sich in der *Oe. Hookeri*, die dominanten Allele stammen aus *stringens*.

		Knospen			$r \pm f$
		spitz	mittel	stumpf	
Stengel	rot	66	3	31	0,348 ± 0,060
	grün	82	3	16	

Das einzige Merkmal, das mit beiden bisher betrachteten Eigenschaften eine Korrelation aufweist, ist die Kapselstreifung. Bevorzugt ist die Kombination von gestreiften Kapseln mit rotem Stengel und spitzen Knospen und reziprok.

		Kapselstreifen		$r \pm f$
		rot	grün	
Stengel	rot	32	68	0,251 ± 0,064
	grün	9	92	
Knospenform	spitz	38	109	0,221 ± 0,065
	mittel	—	6	
	stumpf	2	45	

Hierin liegt zunächst ein Widerspruch zu den vorigen Ergebnissen, wonach roter Stengel mit stumpfen Knospen, grüner Stengel mit spitzen Knospen zusammengeht, während nach dieser Korrelation grüner Stengel und stumpfe Knospen beide mit grünen Kapseln zusammentreffen und infolgedessen auch miteinander bevorzugt sein sollten. Die Spaltungszahlen für Knospenform und Kapselstreifen lassen jedoch vermuten, daß beide Eigenschaften durch mehrere Gene bedingt werden, wie dies auch in den bereits besprochenen Komplexkombinationen nachgewiesen wurde. Der scheinbare Widerspruch kann daher so gelöst werden, daß sich hier die Korrelationen von 2 Koppelungsgruppen überschneiden. Der einen gehören je ein Gen für Stengelfärbung, Knospenform und Kapselstreifung an, in der Weise, daß die Allele für roten Stengel, stumpfe Knospen und gestreifte Kapseln zusammengehen, während die andere Koppelungsgruppe Gene für Knospenform und Kapselstreifung umfaßt, in der Weise, daß die Allele für spitze Knospen und gestreifte Kapseln zusammentreffen. Diese Deutung wird noch dadurch gestützt, daß die F_1 grüne Kapseln hat, beide Eltern aber, sowohl *Oe. Hookeri* wie *Oe. strigosa*, rot gestreifte Kapseln besitzen. Auf Grund der *flavens*-Kreuzungen beider Komplexe wurden in der Kombination mit *^{h}Hookeri* das Gen *rubrivittata* und mit *stringens* das Gen *striatocarpa* nachgewiesen. Die Konstitution beider Komplexe in bezug auf die Kapselstreifung ist also *^{h}Hookeri vit* $+^{car}$. *stringens* $+^{vit}$ *car*. Hiermit ist eine der beiden Koppelungsgruppen mit der *s*-Gruppe identifiziert, für die *^{h}Hookeri* die Allele *vit rub* $+^{Acro}$ enthält, wie sich aus der *flavens*-Kombination ergab. Das andere, neu festgestellte Gen für die Form der Kelchblattspitzen, das *acuminata*, zugespitzt, benannt wurde, gehört dann zu der Koppelungsgruppe, für die *stringens* ein Allel für rote Kapselstreifung aufweist, also zu *striatocarpa*. Die Konstitution dieser Gruppe ist demnach *^{h}Hookeri* $+^{car}$ $+^{acu}$/*stringens car acu*.

3. *Korrelationen mit der Knospenfarbe.* Die Knospenfarbe zeigt eine deutliche Korrelation mit der Kapselstreifung und Stengelfärbung, nicht dagegen mit der Form der Kelchblattspitzen ($r = 0{,}046 \pm 0{,}067$). Ganz rote Knospen treten meist zusammen mit rotem Stengel auf und die roten Kapselstreifen sind hier relativ häufiger. Die Pflanzen mit grünen Knospen haben vorzugsweise grüne Stengel und grüne Kapseln. Alle anderen möglichen

		Knospenfarbe		$r \pm f$
		rot	grün	
Stengel	rot	88	26	0,218 ± 0,065
	grün	64	39	
Kapselstreifen	rot	37	4	0,164 ± 0,066
	grün	112	61	

Kombinationen zwischen diesen 3 Anthozyanmerkmalen kommen auch vor, so daß Pleiotropie ausgeschlossen werden kann. Da eine Korrelation mit der Stengelfärbung besteht, gehört das Gen für Knospenfärbung zur 1. Koppelungsgruppe. Die verschiedenen Färbungen der Knospen beruhen also auf einer Differenz in den *str*-Allelen (str_H/str_{st}). Auffallend ist, daß bei allen hierher gehörigen Merkmalen die *Hookeri*-Kombinationen in der F_2 überwiegen, trotz der nachgewiesenen Rezessivität der betreffenden Allele.

4. Korrelationen mit der Hypanthiumfärbung. Die Korrelation der Hypanthiumfärbung mit der Knospenfärbung und mit der Kapselstreifung ist gesichert. Zur Spaltung der übrigen bereits besprochenen Eigenschaften besteht keine Beziehung. Pflanzen mit rotem Hypanthium haben meist auch rote Knospen, bei grünem Hypanthium überwiegen die Pflanzen mit grünen Knospen.

Die Pflanzen mit grünem Hypanthium haben alle auch grüne Kapseln, die meisten Pflanzen mit rotem Kapselstreifen besitzen auch rote Hypanthien. Die Gene für Hypanthium- und Kapselfärbung müssen sehr eng gekoppelt sein. Auf Grund der Korrelation mit Kapsel- und Knospenstreifung kann angenommen werden, daß das Gen für Hypanthiumfärbung zur 1. Koppelungsgruppe gehört, und zwar so, daß „rot" zusammen mit den

		Hypanthium			$r \pm f$
		rot	hellrot	grün-getupft	
Knospen	rot	112	39	1	0,251 ± 0,064
	grün	18	39	8	
Kapselstreifen	rot	37	4	—	0,298 ± 0,062
	grün	91	74	8	

übrigen Rotfaktoren aus *Oe. Hookeri* stammt. Hiernach wird auch eine Korrelation des Merkmals mit der Stengelfärbung und der Knospenform verlangt. Die Verteilung zeigt eine geringe Bevorzugung der Kombinationen rotes Hypanthium + rote Stengel und hellrotes Hypanthium + grüne Stengel. Die Zuordnung zur 1. Koppelungsgruppe läßt das Hauptgen für Hypanthiumfärbung als *tubocolorata* erkennen, dessen rezessives Allel bereits *nHookeri* zugewiesen wurde.

5. Korrelation mit der Färbung der Stengelspitze. Die Rotfärbung der Stengelspitze zeigt sehr große Korrelationskoeffizienten mit der Hypanthiumfärbung und der Knospenfärbung, einen etwas kleineren mit der Kapselstreifung. Rot überlaufene Stengelspitze trifft zusammen mit der Rotausprägung der übrigen Merkmale. Ein rezessives Allel *rutila*

		Stengelspitze			$r \pm f$
		rot	blaßrot	grün	
Hypanthium	rot	112	3	10	0,400 ± 0,058
	hellrot	50	6	22	
	grün	0	1	7	
Knospen	rot	126	5	15	0,317 ± 0,062
	grün	36	5	24	
Kapselstreifen	rot	37	1	1	0,217 ± 0,066
	grün	124	9	38	

für rote Stengelspitzen stammt aus *stringens* und wurde schon in *flavens · stringens* nachgewiesen. Es ist dort mit einem Gen für Kapselstreifen gekoppelt. Eine Erklärung für das Zusammentreffen mit roten Knospen und Hypanthien bietet die Annahme von mehreren Genen für die Färbung der Stengelspitze, die bereits bei der Betrachtung der Einzelspaltung wegen der großen Häufigkeit der gefärbten Pflanzen gefordert wurde. Dieses Gen *rubella* müßte dann auf Grund der Korrelationen der 1. Koppelungsgruppe zugewiesen werden (*^{h}Hookeri ra/stringens $+^{ra}$*).

d) Weitere Kreuzungen. 1. F_3-Generationen. Die 6 verschiedenen F_3-Aufzuchten unterscheiden sich nur wenig von einander, die Ergebnisse können daher zusammengefaßt werden. Von 2 Aufzuchten, die erst sehr spät ausgesät waren, blieben die meisten Pflanzen als Rosetten liegen, so daß nur wenige Seitenzweige blühten und zur Beobachtung kamen (39/174c und f). An diesen wurde nur die etwa vorhandene Spaltung festgestellt, aber nicht genau ausgewertet. In bezug auf die einzelnen Eigenschaften ergaben die F_3-Aufzuchten folgendes:

Knirps. Eine Spaltung des Knirpsfaktors ($kr/+^{kr}$) läßt sich nur bei einer Nachkommenschaft feststellen (39/174f).

Kelchblattspitzen. Die Form der Knospenspitzen kann sowohl bei kurz-dick wie bei lang-dünn konstant sein, was bedeutet, daß die Elternpflanzen in mindestens einem Gen für diese Eigenschaft homozygot waren. Eine Pflanze mit kurzen Knospenspitzen zeigt bei Selbstung eine Spaltung nach kurz und lang, eine andere mit langen Spitzen spaltet nach 47 lang : 3 mittel : 22 kurz. Diese Zahlen sind mit $P_{hom} = 0{,}5—0{,}3$ der F_2 homogen. Die Spaltungen beweisen, daß sowohl Pflanzen mit langen-dünnen wie solche mit kurzen-dicken Knospenspitzen für die betreffenden Gene homozygot, aber auch heterozygot sein können. Dies bestätigt die polymere Bedingtheit des Merkmals, wie sie schon aus der F_2 erschlossen werden konnte. Diese Gene müssen verschiedene Dominanzverhältnisse aufweisen, d. h. daß das Allel für „lang" einmal dominant, im anderen Gen rezessiv ist.

Kreuzung	Knospenspitzen		
	Phänotyp der Elternpflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a und e	dick-kurz	dick-kurz	homozygot
1939/174b	dünn-lang	spaltend, 47 lang : 3 mittel : 22 kurz	heterozygot
1939/174c	dick-kurz	spaltend	heterozygot
1939/174d und f	dünn-lang	dünn-lang	homozygot

Blütengröße. Zwei der Pflanzen erweisen sich als für große Blüten homozygot (a und b). Eine der Pflanzen mit mittelgroßen Blüten spaltet nach groß, mittel, klein und sehr klein, also die gleichen Typen wie in der F_2, nur in anderen Zahlenverhältnissen. Je eine andere spaltet nach groß + Mittelform und nach mittelgroß + klein. Die Pflanzen mit mittelgroßen Blüten sind also genetisch uneinheitlich.

Kreuzung	Blütengröße		
	Phänotyp der Elternpflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a und b	groß	groß	homozygot
1939/174c	mittelgroß	spaltend, 21 groß : 18 mittel : 5 sehr klein	heterozygot
1939/174d	mittelgroß	spaltend, groß : mittelgroß	heterozygot
1939/174e	mittelgroß	20 mittelgroß : 25 klein : 2 sehr klein	heterozygot
1939/174f	klein	spaltend, mittelgroß : klein	heterozygot

Für die *Stengelfärbung* ergeben sich folgende Verhältnisse: Die beiden Pflanzen mit rotem Stengel (a und e) haben nur Nachkommen mit ebenfalls rotem Stengel, waren also homozygot. Die zur Weiterzucht verwendeten grünstengeligen Pflanzen waren für Stengelfärbung heterozygot, aber von verschiedenartigem Genotyp, wie sich aus den Spaltungs-

verhältnissen ergibt. Nur eine Aufzucht (d) mit etwa gleichen Mengen roter und grünstengeliger Pflanzen ähnelt der F_2. In der Aufzucht b sind viel mehr grünstengelige Pflanzen vorhanden, für 3 : 1 ist $P = 0{,}2—0{,}1$. Dies entspricht der Erwartung bei einer ungestörten monohybriden Mendelspaltung. Wahrscheinlich waren in der Elternpflanze die Einflüsse, die in der F_1 eine Störung der Zahlenverhältnisse verursachen, ausgeschaltet.

Kreuzung	Stengelfarbe		
	Phänotyp der Elternpflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a und e	rot	rot	homozygot
1939/174b	grün	spaltend, 24 rot : 48 grün	heterozygot
1939/174c und f	grün	spaltend	heterozygot
1939/174d	grün	spaltend, 24 rot : 28 grün	heterozygot

Hypanthiumfarbe. Eine Pflanze mit hellrotem Hypanthium (174a) brachte nur Nachkommen mit ebenfalls hellrotem Hypanthium hervor. Die Intensität der Färbung schwankte etwas zwischen den einzelnen Pflanzen, war aber nicht auszählbar. Die F_3 einer anderen Pflanze (174e) mit hellrotem Hypanthium und die Nachkommenschaft von 3 Pflanzen mit dunkelrotem Hypanthium zeigen alle eine Spaltung in sehr wechselnden Zahlenverhältnissen, die erheblich voneinander und von der F_2 abweichen ($P_{hom} < 0{,}01$). Es muß also für alle Ausgangspflanzen eine verschiedene genetische Konstitution angenommen werden, auch bei Berücksichtigung der wahrscheinlich bei den F_2-Pflanzen gegenüber der F_1 veränderten Gonenkonkurrenzverhältnisse. Dies ist nur möglich bei mindestens 2, wahrscheinlich aber noch mehr Faktorenpaaren, die Einfluß auf die Hypanthiumfärbung haben.

Kreuzung	Hypantiumfarbe		
	Phänotyp der Elternpflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a	hellrot	rot, etwas variierend	homozygot
1939/174b	dunkelrot	spaltend, 45 dunkelrot : 16 hellrot : 11 grün	heterozygot
1939/174c	dunkelrot	spaltend, dunkelrot : hellrot : grün	heterozygot
1939/174d	dunkelrot	spaltend, 4 dunkelrot : 25 hellrot : 23 grün (davon nur 3 ganz grün)	heterozygot
1939/174e	hellrot	spaltend, 12 dunkelrot : 30 hellrot : 5 grün	heterozygot
1939/174f	grün	unbekannt	unbekannt

Kapselstreifung. Die F_3 von 3 Pflanzen mit grünen Kapseln ist einheitlich grün wie die Elternpflanzen. Bei einer weiteren Pflanze (c) ist eine Spaltung zu beobachten nach rotgestreiften und grünen Kapseln. Die F_3 einer Pflanze mit rot gestreiften Kapseln (174e) spaltet im Verhältnis 3 : 1, wobei rot dominant ist ($P = 0{,}05—0{,}02$). Sowohl Pflanzen mit grünen wie mit rotgestreiften Kapseln können für die betreffenden Gene heterozygot sein, was nur möglich ist bei Polymerie des Merkmals. Phänotypisch „grün" kann auch in mindestens einem Faktor homozygot sein, so daß die Nachkommenschaft dann einheitlich ist. Ob die Gestreiften ebenfalls homozygot sein können, läßt sich an Hand der vorliegenden Daten nicht feststellen.

Kreuzung	Kapselstreifung		
	Phänotyp der Eltern-pflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a, b und d	grün	grün	homozygot
1939/174c	grün	spaltend, gestreift : grün	heterozygot
1939/174e	rotgestreift	spaltend, 29 gestreift : 18 grün	heterozygot
1939/174f	grün	unbekannt	unbekannt

Knospenfarbe. Die Spaltung der Knospenfarbe zeigt in der F_3 ähnlich komplizierte Verhältnisse. Eine Pflanze mit roten Knospen (174a) bringt nur gleichartige Nachkommen hervor, 3 andere zeigen dagegen eine unübersichtliche Spaltung. Es treten Pflanzen auf mit roten Knospen, rot mit grünen Streifen, grün mit schwach rotem Anflug und ganz grüne Knospen. (Genaue Zahlen nicht festgestellt.) 174d dagegen ergibt Pflanzen mit scharf abgesetzten grünen Streifen auf den Knospen und solche mit verwaschener Streifung, während die Farbe bei beiden Streifungstypen schwankt zwischen rot, grün mit größeren roten Stellen und fast ganz grün. Alle Spaltungsverhältnisse sind von einander und der F_2 abweichend. Sie zeigen aber, daß auf die Knospenfärbung 2 Gruppen von Genen einwirken. Die ersten bestimmen die Intensität der Färbung und die Verteilung der Farbe auf den Knospen, die anderen die Art der Streifung, ob nämlich deutlich getrennte rote und hellrote oder grüne Streifen vorhanden sind, oder ob die Grenze zwischen den verschieden stark gefärbten Bezirken, die mit den Rändern der Kelchblätter zusammenfallen, verwaschen undeutlich sind.

Kreuzung	Knospenfärbung		
	Phänotyp der Eltern-pflanzen	Nachkommenschaft	Genotyp der Elternpflanzen in bezug auf das genannte Merkmal
1939/174a	rot	rot	homozygot
1939/174b	grün	spaltend, 38 rot : 32 sehr schwach rot : 2 grün	heterozygot
1939/174c	rot	spaltend nach rot : rot, grüngestreift : grün mit wenig rot : fast ganz grün (getupft)	heterozygot
1939/174d	rot	spaltend, 17 mit deutlichen Streifen : 35 mit verwaschener Streifung 25 rot : 19 grün mit rot : 9 fast ganz grün	heterozygot
1939/174e	rot	spaltend, 36 rot : 7 mittel : 4 fast ganz grün	heterozygot
1939/174f	grün	unbekannt	unbekannt

Die Korrelationen zwischen den einzelnen Merkmalen sind die gleichen wie in der F_2, nur nicht so deutlich wegen der geringeren Individuenzahl, so daß eine Aufzählung der Einzeldaten keine neuen Einsichten ergeben würde.

2. Rückkreuzungen. 38/169a. Es liegen mehrere Rückkreuzungen der F_1 und der F_2 vor. Die erste Rückkreuzung der F_1 ist hergestellt mit einer Pollensterilen *fr/fr* aus *flavens · stringens*, deren weitere genetische Konstitution unbekannt ist (Typ III d $\times$ F_1 *hHookeri · stringens*). Hier interessiert daher nur die Spaltung nach fertil : steril, wofür ein Verhältnis 1 : 1 erwartet wird. Die Sterilen sind in viel zu geringer relativer Häufigkeit vorhanden (3 : 54 fertil). Das gleiche wurde bereits früher von Oehlkers festgestellt (Oehlkers 1926). Dies Ergebnis ist nur zu erklären, wenn man annimmt, daß zwischen *fr-* und $+^{fr}$-Pollen eine Konkurrenz vorkommt, bei der die *fr*-Pollenschläuche unterlegen sind.

38/315. Die andere Rückkreuzung ist F_1 *hHookeri · stringens* × *strigosa*. Von 169 Samen keimten 110. Beim Auspflanzen waren von 87 Rosetten 29 Knirpse. Die eingegangenen Pflanzen dürften ebenfalls *kr/kr* gewesen sein, so daß hier die erwartete Spaltung 58 normale : 52 Knirpse = 1 : 1 auftritt. Zur Blüte kamen 48 Pflanzen, alle mit grünem Stengel und langen Kelchblattspitzen. Die betreffenden aus *stringens* stammenden Allele sind also dominant und über andere Gene epistatisch, wie schon aus F_1 und F_2 geschlossen werden konnte. Von den 33 Pflanzen, die einen Hauptsproß bildeten, waren 16 gerade und 17 verkrümmt, also ebenfalls das erwartete Verhältnis 1 : 1. Die Blütengröße spaltet nach mittelgroß 23 : 24 klein : 1 sehr klein. Die Knospenfarbe ist ganz rot 29 : rot, deutlich grün gestreift 15 : fast ganz grün 4. Bei der Hypanthiumfärbung überwiegen ebenfalls die roten Formen (41 dunkelrot : 7 hellrot), ebenso bei der Kapselstreifung (39 gestreift : 8 grün). Die Farbe der Stengelspitze ist meist rot überlaufen, selten ganz grün (44 : 45). Von einigen Pflanzen wurde die Konfiguration bestimmt. Gefunden wurde bei 4 Pflanzen ein Viererring und 5 Bivalente, bei 8 Pflanzen 2 Ringe, keine Pflanze mit nur Bivalenten, die in einer Rückkreuzung eigentlich zu $^1/_4$ vertreten sein sollten. Die Spaltung 11 steril : 37 fertil zeigt mit $P < 0{,}01$ eine deutliche Abweichung von dem erwarteten 1 : 1-Verhältnis. *fr* ist also in den Eizellen in einem wesentlich von der Erwartung abweichenden Verhältnis vertreten.

Bei der Betrachtung der Korrelationen zwischen 2 Merkmalen fällt zuerst auf, daß die 4 Pflanzen mit grünem Stengel zugleich ganz grüne Knospen und Kapseln haben, während bei den rot überlaufenen Stengeln alle möglichen Kombinationen vertreten sind. Die rote Hypanthiumfärbung tritt vorzugsweise zusammen mit roten Knospen und gestreiften Kapseln auf, so daß hier wie in der F_2 die *Hookeri*-Kombinationen bevorzugt sind. Eine weitere Korrelation besteht zwischen Blütengröße und Pollensterilität. Die Sterilen haben meist (10 Pflanzen) kleine, nur in einem Fall mittelgroße Blüten, während bei den Fertilen die mittelgroßen Blüten überwiegen (22 : 14). Es kann nicht entschieden werden, ob sich hier eine Pleiotropie von *fr* bemerkbar macht oder ob ein besonderes Gen für Blütengröße in der *fr*-Koppelungsgruppe vorhanden ist. Die Konfiguration zeigt im Auftreten der Viererringe eine Korrelation zur Pollensterilität. Alle Sterilen, deren Konfiguration bestimmt wurde, haben nur einen Ring (4 Pflanzen), die Fertilen vorzugsweise 2 Ringe (7 Pflanzen), nur einmal einen Ring. Da die Lage von *fr* im 1. Viererring bekannt ist, ist dieser Zusammenhang auch zu erwarten. Die gleiche Korrelation ist mit der Blütengröße vorhanden. Die Pflanzen mit nur einem Ring haben kleine, die übrigen meist mittelgroße Blüten (6 : 2 kleine). Die Individuenzahlen sind allerdings sehr gering, so daß weitergehende Schlüsse erst im Zusammenhang mit den Ergebnissen von *hHookeri sulfurea · stringens* gezogen werden können.

39/175a. Zwei F_2-Pflanzen von möglichst entgegengesetztem Phänotyp wurden mit *Oe. Hookeri* ♂ rückgekreuzt. Eine Elternpflanze mit dunkelrotem Stengel, Knospen und Hypanthien, gestreiften Kapseln, kurzen-dicken Knospenspitzen und mittelgroßen Blüten ergab dabei Nachkommen mit rotem Stengel und Knospen. Die weitere Spaltung ist : Blütengröße 10 groß : 17 mittel : 5 klein; Hypanthiumfarbe 9 dunkelrot : 7 hellrot; bei den übrigen Pflanzen nicht bestimmt. Kapselstreifung 18 gestreift : 14 grün. Knospenspitzen 20 dick-kurz : 12 mittellang. Die Stammpflanze war also für diese 4 Eigenschaften heterozygot. Da die Ausgangspflanze weitgehend dem Phänotyp der *Oe. Hookeri* entsprach und die betreffenden *Hookeri*-Allele nach den bisherigen Ergebnissen rezessiv sind, zwingt die auftretende Spaltung in der Rückkreuzung zu der Annahme, daß alle diese Eigenschaften polymer, mindestens aber bifaktoriell bedingt sind.

39/175b. Die andere zur Rückkreuzung verwendete F_2-Pflanze war an Stengel, Knospen Kapsel und Hypanthium grün, mit dicken Knospenspitzen und kleinen Blüten. Die Blütengröße spaltet nach 25 groß : 21 mittelgroß : 26 klein und 1 sehr klein, die Stengelfarbe nach 33 grün : 40 rot, meist nur an der Basis des Stengels. Die Hypanthiumfarbe wechselt zwischen 54 rot : 17 hellrot : 2 grün, rot gesprenkelt. Für die Knospenfärbung finden sich 58 rot : 15 rot, deutlich grün gestreift. Die Knospenspitze ist bei allen Pflanzen dick-kurz. Für eine Berechnung der Korrelationen sind die Individuenzahlen zu gering.

e) Zusammenfassung. Die Zusammenfassung der Ergebnisse zeigt, daß in *hHookeri · stringens* mehrere Koppelungsgruppen nachgewiesen werden können. Die 1. Gruppe umfaßt Gene für fast alle Anthozyanmerkmale, nämlich *striata*, *rubrivittata*, *rubricaulis*, *rubella*, *tubocolorata*, dazu ein Gen für die Form

der Knospenspitzen *Acrosepala*. Die 2. Gruppe enthält Gene für die Farbe der Stengelspitze *rutila*, Kapselstreifung *striatocarpa* und für Knospenform *acuminata*. Die 3. Gruppe enthält den Krümmungsfaktor *geniculata*, eine 4. den Knirpsfaktor. Weil die Merkmale fast alle durch mehrere Gene beeinflußt werden, können die Korrelationskoeffizienten nur verwendet werden zur Prüfung auf Koppelung, eine genauere Aussage über die Größe des Austausches zwischen den einzelnen Genen ist nicht möglich. Aus dem gleichen Grunde können keine Feststellungen über die Reihenfolge der Loci in den einzelnen Koppelungsgruppen gemacht werden (Harte 1948).

Auffallend ist, daß viele *Hookeri*-Merkmale, deren Allele nach dem Phänotyp der F_1 und den Ergebnissen der Untersuchung anderer Komplexkombinationen rezessiv sind, in der F_2 in der Überzahl vorkommen und manchmal durch ihre Spaltungszahlen sogar eine unifaktorielle Spaltung mit Dominanz des *Hookeri*-Allels vortäuschen. Diese Erscheinung, zusammen mit den Ergebnissen der Rückkreuzungen, kann nur so gedeutet werden, daß die Allele einer bestimmten Koppelungsgruppe nicht gleichmäßig in den zur Befruchtung gelangenden Gameten vertreten sind, sondern daß die aus *hHookeri* stammenden stark bevorzugt werden. Der Ausfall an Pollensterilen gibt einen Hinweis dafür, daß die Koppelungsgruppe, der *fr* angehört, an der Gonenkonkurrenz beteiligt ist in dem Sinn, daß der *stringens*-Anteil sowohl im Pollenschlauch wie im Embryosack gegenüber *hHookeri* unterlegen ist. Es besteht also eine große Wahrscheinlichkeit dafür, daß *fr* der ersten Koppelungsgruppe, bei der die *Hookeri*-Allele so deutlich bevorzugt sind, zuzuweisen ist. Dies Ergebnis war zu erwarten, da die Lage von *fr* im Chromosomenende 2 · 3 bekannt ist und die Gene der 1. Koppelungsgruppe zum Teil mit den entsprechenden Genen der *s*-Gruppe aus *flavens* · *hHookeri* identifiziert werden konnten. Damit ist die 1. Koppelungsgruppe dem Viererring 1 · 2 · 3 · 4 zugewiesen.

Verteilung der Allele in den Koppelungsgruppen:

1. Gruppe: *stringens* 1 · 4, 2 · 3 *fr* $+^{rub}$, $+^{vit}$, $+^{tub}$, $+^{ra}$, str_{st}, *Acro.* *hHookeri* 1 · 2, 3 · 4. $+^{fr}$, *rub*, *vit*, *tub*, *ra*, str_H, $+^{Acro}$.
2. Gruppe: *stringens acu*, *ru*, car_{st}, *hHookeri*, $+^{car}$, $+^{ru}$, $+^{acu}$.
3. Gruppe: *stringens kr*/*hHookeri* $+^{kr}$.
4. Gruppe: *stringens ge*/*hHookeri* $+^{ge}$.

Der Locus *kr* wurde auf Grund der Ergebnisse von *flavens* · *stringens* dem Chromosom 7 · 8 zugewiesen. Die 2. Gruppe liegt in einem der Chromosomen 11 · 12 oder 9 · 10, weil alle anderen Chromosomen für die Lage von *ru* ausgeschlossen werden konnten (Harte 1942). Die 4. Gruppe muß dann dem Chromosom zugewiesen werden, das nach Lokalisierung der *ru*-Gruppe übrigbleibt, also 9 · 10 oder 11 · 12. Über die Lage einer Reihe von weiteren Loci, die insbesondere auf die Knospenfärbung und Wuchsform einwirken, kann vorläufig nichts ausgesagt werden.

Aus den Rückkreuzungen ist folgendes zu ersehen: Sowohl bei der Rückkreuzung mit *hHookeri* wie mit *stringens* findet sich eine Spaltung nach Knospen-, Hypanthium- und Kapselfärbung. Hierfür müssen beide Eltern von je einem Genpaar das rezessive Allel besitzen. Diese Merkmale sind also sicher bifaktoriell bedingt, wie schon nach den Ergebnissen der F_2 vermutet wurde. Für Stengelfärbung und Knospenform findet sich nur bei Rückkreuzungen

mit *Oe. Hookeri* eine Spaltung, d.h. daß *hHookeri* hierfür rezessiv ist. Für Knirps, Pollensterilität, Stengelkrümmung und Färbung der Stengelspitze tritt die Spaltung nur bei Rückkreuzung mit *stringens* auf, das also der rezessive Elter hierfür ist. Die Ergebnisse der Konfigurationsbestimmung zeigen, daß die *stringens*-Chromosomen des 2. Ringes nicht in die Eizelle gelangen, die des 1. Ringes nur selten, und dann *fr* tragen, so daß bei einer Rückkreuzung mit *fr* alle Sterilen nur einen Viererring aufweisen, die Fertilen dagegen mit Ausnahme weniger crossing-over-Individuen 2 Ringe haben. Reine *stringens · stringens*- und *hHookeri/hHookeri*-Homozygoten treten nicht auf.

VII. hHookeri sulfurea · stringens.

a) Allgemeines. Die F_1 der Kreuzung *Oe. (Hookeri sulfurea × strigosa) hHookeri sulfurea · stringens* sieht der F_1 aus der entsprechenden Kreuzung mit der normalen gelbblütigen *Oe. Hookeri* gleich. Die Konfiguration ist ebenfalls 4 4 2 2 2. Die hier und in der später zu besprechenden Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana brevistylis* verwendete *sulfurea*-blütige Rasse der *Oe. Hookeri* stammt aus der Nachkommenschaft der Kreuzung *Oe. (suaveolens sulfurea × Hookeri) albicans · hHookeri*. Durch crossing-over zwischen den Komplexen hat *hHookeri* von *albicans* das Chromosomenende 3 übernommen mit dem darin liegenden Allel *s* für Blütenfarbe. Zusammen mit *s* wurden natürlich auch benachbarte, insbesondere alle distal gelegenen Loci ausgetauscht, so daß die abweichende Blütenfarbe nicht die einzige Veränderung ist, durch die sich *Oe. Hookeri sulfurea* von der Ursprungsform unterscheidet. Die Knospen sind nicht ganz rot, sondern dunkelrot mit breiten, scharf abgesetzten grünen Streifen an den Rändern der Kelchblätter. Die Stengel sind nicht so dunkel, die rotbraune Färbung ist meist nur an der Basis deutlich, weiter oben ist die Epidermis der Sprosse grün mit leichtem rotbraunem Anflug. Das Hypanthium ist rein grün, ohne rote Streifen oder Tupfen.

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1940/98	*Oe. (Hookeri sulfurea × strigosa) hHookeri s · stringens*, selbst	F_2	1941 und 1942
1941/87	*Oe. hHookeri sulfurea · stringens* F_2 × *strigosa*, aus Pflanze 40/98,66	F_2♀R	1942
1941/88	*Oe. hHookeri sulfurea · stringens* F_2 × *strigosa*, aus Pflanze 40/98,77	F_2♀R	1942
1941/89	*Oe. hHookeri sulfurea · stringens* F_2 × *strigosa*, aus Pflanze 40/98,78	F_2♀R	1942
1943/202	Oe. sterile Pflanze *fr/fr* × *hHookeri sulfurea · stringens*	F_1♂R	1944
1943/203a	*Oe. hHookeri sulfurea · stringens* × *Hookeri sulfurea*	F_1♀R	1944
1943/200	*Oe. (Hookeri sulfurea* × *hHookeri sulfurea · stringens)*	F_1♂R	1944
1939/167	*Oe. Hookeri sulfurea* × *hHookeri sulfurea · stringens*	F_1♂R	1942
1939/168	*Oe. Hookeri sulfurea* × *hHookeri sulfurea · stringens*	F_1♂R	1942

b) Die Spaltungen der Merkmale in der F_2. Von 600 Samen keimten 488, die restlichen toten oder tauben Samen wurden nicht getrennt ausgezählt.

Knirps. Beim Auspflanzen waren noch 449 Rosetten vorhanden, 329 normale und 120 Knirpse ($P = 0{,}5$—$0{,}3$ für 3 : 1).

geniculata. Wie in anderen *strigosa*-Kreuzungen treten auch hier Pflanzen mit verkrümmtem Hauptsproß auf, und zwar 123 gekrümmt : 190 normal. Diese Spaltung ist deutlich abweichend von dem Verhältnis in *hHookeri · stringens*. Der Abweichung kann aber keine große Bedeutung beigelegt werden, da, wie schon erwähnt, die Heterozygoten sehr variabel in der Ausprägung des Merkmals sind und dadurch die Spaltungszahlen sich in unkontrollierbarer Weise verschieben.

Kelchblattspitzen. Die Kelchblattspitzen sind bei 276 Pflanzen lang-dünn, bei 17 kurz-dick, bei 17 weiteren stellen sie eine Mittelform dar.

Pollensterilität. Die Pollensterilen sind in viel zu geringer Anzahl vorhanden ($P < 0{,}01$ für 3 : 1). Mit 41 sterilen auf 271 fertilen Pflanzen sind sie aber viel häufiger als in *hHookeri · stringens* ($P_{hom} < 0{,}01$). Auffallend ist, daß die Pollensterilen fast alle später keimten als die Fertilen. Die Sämlinge wurden in der Reihenfolge der Keimung pikiert, die Kisten numeriert und nach diesen Nummern geordnet ausgepflanzt. Die ersten 200 Pflanzen waren alle fertil, unter den letzten hundert befanden sich dagegen fast alle Pollensterile. Der Keimversuch wurde ebenso wie bei allen anderen Komplexkombinationen so lange durchgeführt, daß fast alle keimfähigen Samen auch zur Keimung gelangen mußten. Die verschiedene Häufigkeit der Sterilen in beiden Aufzuchten kann daher nicht so erklärt werden, daß in einem Fall die Keimung der letzten Samen nicht abgewartet wurde. Die Ursache des Ausfalls der Sterilen wird also auch hier Gonenkonkurrenz sein, aber von anderer Größenordnung als in *hHookeri · stringens*, da die relative Häufigkeit der Rezessiven *fr/fr* eine andere ist. Genauere Aussagen ermöglichen erst die Rückkreuzungen.

sulfurea. Die Blütenfarbe spaltet nach 203 gelb : 107 *sulfurea* ($P = 0{,}01$ für 3 : 1). Die *sulfurea*-blütigen Pflanzen, die an sich durch die Pollenschlauchkonkurrenz zu selten auftreten sollten, sind in zu großer Menge vorhanden.

Blütengröße. Nach der Blütengröße lassen sich die Pflanzen in 4 Klassen einordnen mit denselben Einschränkungen wie für *hHookeri · stringens*. Groß 11 : mittelgroß 102 : klein 168 : 29 sehr klein.

Färbung. Die Anthozyanmerkmale zeigen wie immer eine unübersichtliche Spaltung. *Stengel:* dunkelrot 27 Pflanzen, schwach rot angelaufen besonders an der Basis 25 Pflanzen, zusammen 52 Pflanzen mit Anthozyan in der Stengelepidermis, grüner Stengel 262 Pflanzen. *Stengelspitze:* meist rot überlaufen (250 Pflanzen) oder ganz grün (49 Pflanzen), selten nur die äußerste Spitze schwach rot gefärbt (15 Pflanzen). *Knospen:* Bei 190 Pflanzen verwaschen in verschiedener Stärke, einmal rot mit undeutlichen Streifen und bei 120 Pflanzen rot mit breiten grünen Streifen an der Grenze der Kelchblätter. *Hypanthium:* Bei 154 Pflanzen rot gefärbt, 87 hellrot, 70 grün. Die Klasseneinteilung ist hier eine etwas andere als bei *hHookeri · stringens* F_2. Die „Roten" stehen etwa zwischen den dunkel- und hellroten der Vergleichskreuzung, die Klasse der „Hellroten" enthält auch die sehr zahlreichen „Gesprenkelten", die sich hier nicht scharf von den Pflanzen mit blaß gefärbtem Hypanthium abgrenzen lassen. Alle haben aber das gemeinsame Kennzeichen, daß die Hypanthien sich beim Verblühen rot verfärben, während sie bei den „Grünen" blaß gelbgrün werden. Das Verhältnis von 241 gefärbt : 70 ungefärbt sieht zunächst aus wie eine unifaktorielle Spaltung 3 : 1 bei Dominanz von Rot und Einwirkung von Modifikatoren auf die gefärbten Hypanthien. Über das Zutreffen dieser Annahme kann erst später entschieden werden. Die *Kapseln* sind an 209 Pflanzen grün, seltener rotgestreift und dann wechselnd zwischen dunkelroten Streifen (61 Pflanzen) und nur hellroten, aber deutlichen Streifen (39 Pflanzen). Für gestreift : grün ergibt sich 100 : 209, was eindeutig von einer 1 : 3-Spaltung abweicht ($P < 0{,}01$).

Konfiguration. Von 126 Pflanzen wurden Fixierungen vorgenommen. Bei 37 Proben fanden sich keine zur Bestimmung der Konfiguration geeigneten Zellen. Unter den übrigen traten bei 2 Pflanzen 7 Bivalente, bei 56 Pflanzen 1 Viererring und bei 31 Pflanzen 2 Viererringe auf. Bei einer zufallsmäßigen Rekombination wäre zu erwarten, daß Pflanzen mit 7 Bivalenten : 1 Ring : 2 Ringe im Verhältnis 1 : 2 : 1 auftreten. Die Abweichung hiervon ist erheblich ($P < 0{,}01$) und beruht darauf, daß Individuen mit 1 Ring und mit 2 Ringen häufiger sind als der Erwartung entspricht, und der Ausfall sich in der Klasse der Pflanzen mit 7 Bivalenten findet. Auch wenn man annehmen würde, daß die *stringens · stringens*-Kombinationen bei beiden Viererringen ausfallen, so müßten doch die *hHookeri · hHookeri*-Pflanzen vorhanden sein und gerade diese sollten nach den genetischen Ergebnissen, vor allem der Häufigkeit der *sulfurea*-Pflanzen, besonders oft auftreten.

c) Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. 1. Korrelationen mit der Stengelkrümmung. Die einzelnen Merkmale treten auch hier nicht zufällig zusammen auf, sondern bestimmte Kombinationen sind deutlich bevorzugt, nämlich diejenigen, die den Elterntypen entsprechen. Als sicher unifaktoriell bedingte Merkmale, von denen eine Analyse der Korrelationen ausgehen muß, sind 4 vorhanden, nämlich *kr*, *ge*, *fr* und *s*. Die Beziehungen der einzelnen Merkmale zu *kr* können nicht untersucht werden, da die Knirpse *kr/kr* ausfallen. Die Stengelkrümmung weist nur mit der Knospenstreifung einen sicher von 0 verschiedenen Korrelationskoeffizienten auf. Mit allen anderen Merkmalen liegt freie Rekombination

vor. Der Korrelationskoeffizient mit der Konfiguration ist mit einem großen Fehler behaftet wegen der geringen Individuenzahl, so daß hier kein Zusammenhang im Auftreten besteht.

		Stengel		$r \pm f$
		verkrümmt	gerade	
Knospen	rot	63	128	$0{,}157 \pm 0{,}055$
	gestreift	58	61	$P_{hom} < 0{,}01$
Konfiguration	7 Bivalente	2	—	$0{,}251 \pm 0{,}099$
	1 Ring	28	28	$P_{hom} = 0{,}05–0{,}02$
	2 Ringe	9	22	

2. Korrelationen mit Blütenfarbe und Pollensterilität. Zur Untersuchung der Koppelungsverhältnisse bleiben danach von den monohybrid spaltenden Merkmalen Blütenfarbe und Pollensterilität übrig, die beide mit vielen anderen eine sichere Korrelation zeigen. Beide Gene sind im Abstoßungsfall vorhanden, da *s* aus *hHookeri sulfurea* stammt, *fr* aus *stringens*. Die Korrelationskoeffizienten mit ihnen können daher nur zur Prüfung auf Koppelung, nicht aber für die Aufstellung einer Reihenfolge der einzelnen Gene benutzt werden. Die Abhängigkeit zwischen beiden Merkmalen ist auffallend groß. Die Austauschklasse *sulfurea*-steril ist überhaupt nicht vertreten, so daß auf sehr enge Koppelung geschlossen werden kann.

Zwischen Blütenfarbe und einigen anderen Merkmalen sind sehr große Korrelationskoeffizienten vorhanden, die auf das Vorliegen des Koppelungsfalles hinweisen. Die gleichen Merkmale zeigen auch eine Korrelation zur Pollensterilität. Die Pflanzen mit dicken-kurzen Kelchblattspitzen sind alle fertil, die *sulfurea*-blütigen überwiegen bei ihnen. Die Betrachtung der Verteilung zeigt, daß der Koppelungsfall vorliegen muß, d. h. daß ein rezessives Allel für kurze Kelchblattspitzen zusammen mit *s* aus *hHookeri sulfurea* stammt. Für *hHookeri* wurde bereits $+^{Acro}$ nachgewiesen. Dieses Allel wurde nicht vom Austausch des *Hookeri*-Endes 3 gegen *albicans* betroffen. Die Lage ist daher wahrscheinlich in einem der Chromosomenenden 1, 2 oder 4. Zusammen mit Pollensterilität kommen nur lange Spitzen vor. Die Austauschklasse stumpfe Knospe + pollensteril fehlt, so daß auch hier die sehr enge Koppelung als erwiesen gelten kann.

Als nächstes ist die Knospenstreifung zu nennen. Die Verteilung ist derart, daß Pflanzen mit roten Knospen vorwiegend gelbblütig, solche mit grünen Streifen dagegen *sulfurea* sind. Die Rekombination mit der Pollensterilität kann als zufallsgemäß angesehen werden ($P = 0{,}5–0{,}3$). Da aber einerseits *fr–s*, andererseits *s—str* sicher miteinander gekoppelt

		Blüte		$r \pm f$
		gelb	*sulfurea*	
Antheren	fertil	163	107	$0{,}280 \pm 0{,}052$
	steril	40	—	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	185	89	$0{,}372 \pm 0{,}049$
	mittel	13	4	
	kurz-dick	4	13	
Knospen	rot u. mittel	158	32	$0{,}472 \pm 0{,}044$
	grüngestreift	44	75	

		Antheren		P_{hom}
		fertil	steril	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	234	41	0,02—0,01
	mittel	17	—	
	kurz-dick	17	—	

sind, müssen auch *fr* und *str* derselben Koppelungsgruppe angehören. Mit der Form der Kelchblattspitzen besteht ebenfalls anscheinend freie Spaltung. Auf Grund der gemeinsamen Beziehungen mit der Blütenfarbe muß auch hier Koppelung angenommen werden, die entweder durch hohes crossing-over oder durch die Wirkung von modifizierenden Faktoren verdeckt wird.

3. Korrelationen mit der Hypanthiumfärbung. Für Hypanthiumfärbung in Kombination mit den bisher besprochenen Merkmalen ergibt sich eine gesicherte Korrelation mit Blütenfarbe, Pollensterilität und Knospenstreifung. Gefärbtes Hypanthium trifft zusammen mit roten Knospen, gelben Blüten und sterilen Antheren und zeigt eine leichte Bevorzugung von langen Kelchblattspitzen. Die Verteilung entspricht einer Koppelung *hHookeri*-grün–*stringens*-rot (= nicht rein grün). Die Größe des Korrelationskoeffizienten zwischen Hypanthiumfärbung und Knospenstreifung läßt auf das Vorliegen des Koppelungsfalles schließen mit ziemlich enger Koppelung. Die Bindung mit den Loci *fr* und *s* muß sehr eng sein, denn in den Austauschklassen steril + grünes Hypanthium ist kein Individuum vorhanden, bei gelb + grün nur 4 Pflanzen und bei *sulfurea* + rot 1 Pflanze. Aus dieser Verteilung ergibt

		Hypanthium			$r \pm f$
		rot	gesprenkelt	grün	
Blüte	gelb	152	47	4	0,287 ± 0,052
	sulfurea	1	40	66	
Antheren	fertil	114	86	70	0,342 ± 0,050
	steril	40	1	—	
Knospen	rot + mittel	125	56	10	0,520 ± 0,041
	grüngestreift	29	30	60	

sich, daß die Gene *sulfurea* und *tubocolorata* im Koppelungsfall vorhanden sind, entsprechend *fr* und *tub* in der Abstoßungsphase. Das Allel „grün" aus *hHookeri sulfurea* ist demnach rezessiv gegenüber „gefärbt" aus *stringens*. Eine Pleiotropie von *s* in der Weise, daß das Fehlen der dunklen Farbstoffe in den Blütenblättern sich auch auf das Hypanthium auswirken würde, wird durch das Auftreten der Austauschpflanzen ausgeschlossen.

In den früheren Kreuzungen erwies es sich, daß *stringens* ein Allel für grünes, rot gesprenkeltes Hypanthium enthält, das dominant ist gegenüber „rot" aus *hHookeri*. Am mit *s* gekoppelten Locus *tubocolorata* liegen also 3 Allele: rot aus *Oe. Hookeri* (*tub*), „grün" aus *Oe. Hookeri sulfurea* (und *albicans*) ($+^{tub}$) und *maculata* = grün, rot gesprenkelt aus *stringens* (tub_m), wobei das letztere in seiner phänotypischen Ausprägung durch Modifikatoren verändert werden kann.

4. Korrelationen mit der Kapselstreifung. Die Korrelation der Kapselstreifung mit der Blütenfarbe ist gesichert, ebenso mit der Pollensterilität, Form der Kelchblattspitzen und Hypanthiumfarbe. Mit der Knospenstreifung nähert sich die Verteilung einer freien

		Kapseln			$r \pm f$
		dunkelrot gestreift	blaßrot gestreift	grün	
Blüte	gelb	51	23	126	0,190 ± 0,055
	sulfurea	10	16	81	
Antheren	fertil	45	38	187	0,153 ± 0,056
	steril	16	1	22	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	48	30	194	0,393 ± 0,046
	mittel	9	3	5	
	kurz-dick	4	6	7	
Hypanthium	dunkelrot	46	23	82	0,150 ± 0,056
	hellrot	8	10	69	
	grün	7	6	57	

Rekombination. Unter den Pflanzen mit roten Kapselstreifen sind die Eigenschaften gelbe Blüten, sterile Antheren und rotes Hypanthium bevorzugt. Das Zusammentreffen mit dicken Kelchblattspitzen ist unerwartet, weil „rot" mit den *stringens*-Merkmalen der *sulfurea*-Gruppe zusammen auftritt. Von beiden Eigenschaften, Kapselstreifung sowohl wie Kelchblattspitzen, ist bekannt, daß sie durch mehrere Gene beeinflußt werden. Es ist also wahrscheinlich, daß hier die Reaktionen von 2 Koppelungsgruppen durcheinanderlaufen. Das Streifenallel der *s*-Gruppe stammt aus *stringens*. In einer anderen Gruppe liegt dann ein weiteres Gen für Kapselstreifung, dessen „rot"-Allel aus *Oe. Hookeri sulfurea* stammt, zusammen mit einem Allel für kurze Kelchblattspitzen.

5. Korrelationen mit der Blütengröße. Die Beziehungen der Blütengröße zu den anderen Merkmalen sind dadurch charakterisiert, daß die Zugehörigkeit eines Blütengrößefaktors zur *s*-Gruppe deutlich wird, dessen Allel für kleine Blüten aus *Oe. Hookeri sulfurea* stammen muß und ziemlich eng mit dem Locus *s* gekoppelt ist. Die Korrelationskoeffizienten mit den anderen bereits der gleichen Koppelungsgruppe zugewiesenen Merkmalen sind ebenfalls eindeutig. Die Pflanzen mit großen Blüten sind verhältnismäßig selten, so daß hier die Bevorzugung einer bestimmten Klasse nicht immer deutlich wird. Die relative Häufigkeit der Pflanzen mit langen Kelchblattspitzen, roten Knospen, gelben Blüten und rotem Hypanthium nimmt mit der Blütengröße zu. Es ist daraus eine Koppelung großblütig-*stringens*–kleinblütig-^{h}*Hookeri* zu erkennen. Mit der Kapselstreifung besteht keine Korrelation (P_{hom} = 0,2—0,1). Eine genaue Untersuchung der Verteilung mit der Pollensterilität zeigt, daß

		Blütengröße				$r \pm f$
		groß	mittel	klein	sehr klein	
Blüte	gelb	8	99	96	—	$0{,}522 \pm 0{,}041$
	sulfurea	3	3	72	29	
Antheren	fertil	10	94	137	29	$P_{hom} = 0{,}02—0{,}01$
	steril	1	8	31	—	
Kelchblatt-spitzen	lang-dünn	11	96	149	18	$0{,}517 \pm 0{,}042$
	mittel	—	4	10	3	
	kurz-dick	—	2	8	7	
Knospen	rot	8	78	94	9	$0{,}258 \pm 0{,}053$
	mittel	—	—	1	—	
	grüngestreift	3	24	72	20	
Hypanthium	dunkelrot	3	68	82	—	$0{,}295 \pm 0{,}053$
	hellrot	4	30	38	15	
	grün	4	4	48	14	

diese nicht zufallsgemäß ist (P_{hom} = 0,02—0,01), was sich aber nicht im Korrelationskoeffizienten ausdrückt. Die sterilen Pflanzen haben fast alle Blüten von Mittelgröße. Daß keine Pleiotropie von *fr* vorliegt, woran gedacht werden könnte, beweist eine Pflanze mit sterilen Antheren, aber großen Blüten. Auch eine Pleiotropie von *s*, auf die die Spaltungen zunächst hinzuweisen scheinen, kann ausgeschlossen werden durch die Beobachtung von großblütigen *sulfurea*-Pflanzen und durch den Vergleich mit *Oe. Hookeri sulfurea*, die große Blüten besitzt. Die Spaltungsverhältnisse sind aber erklärbar durch die Annahme eines mit *s* gekoppelten, auf die Blütengröße einwirkenden Gens *parviflora*, dessen Allel „klein" (*parv*) zusammen mit *s* aus *Oe. Hookeri sulfurea* stammt. Da ein solches Allel in *Oe. Hookeri* gelbblütig nicht nachgewiesen werden konnte, muß es zusammen mit *s* aus *albicans* übernommen sein. Damit ist zugleich die Lage im Chromosomenende 3 distal von *s* festgelegt.

6. Korrelation mit der Färbung der Stengelspitze. Die Korrelation von *s* mit der Färbung der Stengelspitze kann als gesichert gelten. Für die Zugehörigkeit zur *s*-Gruppe spricht auch, daß die Rotfärbung der Stengelspitze eine deutliche Korrelation zeigt mit mehreren anderen hierher gehörigen Merkmalen, insbesondere mit Pollensterilität, Form der Knospenspitzen, Hypanthiumfärbung, Knospenstreifung und Kapselstreifung. Mit der Blütengröße besteht freie Rekombination (r = 0,017—0,057). Alle Sterilen haben rot überlaufene

Stengelspitzen, Pflanzen der Kombination grün-steril fehlen hier, was aber mit der relativen Seltenheit der grünstengeligen Pflanzen zusammenhängen kann. Rot überlaufene Stengelspitze trifft in allen Fällen mit den *stringens*-Merkmalen zusammen, grüner Stengel mit dem *Hookeri*-Phänotyp.

In ^{h}*Hookeri* · *stringens* ergab sich ebenfalls die Zugehörigkeit eines Gens für Stengelspitzenfärbung zur *s*-Gruppe, aber in umgekehrter Anordnung der Allele (rot in ^{h}*Hookeri*, grün in *stringens*). Der Unterschied zwischen ^{h}*Hookeri* normal und ^{h}*Hookeri sulfurea* ist erklärbar dadurch, daß beide Komplexe in allen Allelen differieren müssen, die im Chromosomenende 3 distal von *s* gelegen sind, und daher zusammen mit diesem Locus aus *albicans*

		Stengelspitze			$r \pm f$
		rot überlaufen	undeutlich rot	grün	
Blüte	gelb	173	5	25	$0{,}150 \pm 0{,}057$
	sulfurea	74	9	24	$P_{hom} < 0{,}01$
Antheren	fertil	208	14	49	$0{,}177 \pm 0{,}056$
	steril	41	—	—	
Knospenspitzen	lang-dünn	220	14	42	$0{,}419 \pm 0{,}057$
	mittel	15	1	1	
	kurz-dick	12	—	5	
Knospenfärbung	rot	170	5	15	$0{,}307 \pm 0{,}051$
	mittel	1	—	—	
	grüngestreift	76	10	34	
Hypanthiumfarbe	dunkelrot	145	2	7	$0{,}396 \pm 0{,}048$
	hellrot	66	5	16	
	grün	37	7	26	
Kapselstreifen	dunkelrot	58	—	3	$0{,}187 \pm 0{,}055$
	blaßrot	32	2	5	
	grün	156	12	41	

übernommen wurden. Die verschiedenartigen Feststellungen über *stringens* sind dagegen nicht ohne weiteres erklärlich. Sie leiten zur Annahme, daß die durch das *stringens*-Allel ra_{st} hervorgerufene Ausbildung des Merkmals Stengelspitzenfärbung durch Modifikatoren verändert werden kann, während die Allele aus ^{h}*Hookeri* und ^{h}*Hookeri sulfurea* homozygotisch immer rot bzw. grün bedingen. Hieraus ergibt sich, daß bei Anwesenheit von *ra* aus ^{h}*Hookeri*, unabhängig von etwa vorhandenen Modifikatoren, unter den Pflanzen mit roten Stengelspitzen bei den übrigen Merkmalen der *Hookeri* Phänotyp überwiegt, während bei Vorhandensein von $+^{ra}$ aus ^{h}*Hookeri-sulfurea* Pflanzen mit rot überlaufenen Stengelspitzen nur unter den ra_{st}-Individuen auftreten können und so eine Koppelung von „rot" mit den *stringens*-Merkmalen der *s*-Gruppe vortäuschen. Die Annahme einer Reihe multipler Allele gibt die einfachste Erklärung für die einander zunächst scheinbar widersprechenden Befunde.

7. Korrelation mit der Stengelfärbung. Die Färbung der Stengelepidermis zeigt keine Beziehung zur Blütenfarbe und Pollensterilität. Das Gen hierfür muß daher einer anderen Koppelungsgruppe zugewiesen werden ($r = 0{,}044 \pm 0{,}056$ bzw. $0{,}093 \pm 0{,}056$). Eine gesicherte Korrelation ergibt sich nur mit der Kapselstreifung. Die bevorzugten Kombinationen sind roter Stengel + dunkelrot gestreifte Kapseln und grüner Stengel + grüne

		Stengel			$r \pm f$
		rot	schwach rot	grün	
Kapselstreifen	rot	12	4	45	$0{,}352 \pm 0{,}050$
	hellrot	2	3	34	
	grün	13	18	178	

oder schwach blaßrot gestreifte Kapseln. Da roter Stengel ein *Hookeri*-Merkmal ist, stammt das hier nachgewiesene Allel für rotgestreifte Kapseln ebenfalls aus ^{h}*Hookeri*.

8. Korrelationen mit der Konfiguration. Durch die geringe Anzahl von 87 Pflanzen, für die eine Konfigurationsbestimmung vorgenommen werden konnte, ist der Fehler der Korrelationskoeffizienten sehr groß, die Korrelation ist daher nur mit wenigen Merkmalen gesichert, nämlich Blütenfarbe, Pollensterilität und Blütengröße. Die gelb-sterilen und *sulfurea*-fertilen Pflanzen, die die Elternkombinationen darstellen und homozygot sind, enthalten fast immer einen Viererring, d. h. daß die Chromosomen des 2. Ringes mit den Enden 5·6·13·14 beinahe immer heterozygot vorhanden sind. Es finden sich nur drei Austauschindividuen mit 2 Ringen. Die gelb-fertilen Pflanzen, die wahrscheinlich für beide Gene heterozygot sind, haben entsprechend fast alle 2 Viererringe. Die 9 Individuen, die nur

		Konfiguration			$r \pm f$
		7 Bivalente	1 Viererring, 5 Bivalente	2 Viererringe + 3 Bivalente	
Blüte	groß	—	4	3	0,321 ± 0,096
	mittel	1	8	19	
	klein	1	40	8	
	sehr klein	—	2	1	
Blüte gelb	Antheren steril	0	19	1	0,467 ± 0,084 (mit *s*)
	fertil	0	9	28	
sulfurea	fertil	2	26	2	0,306 ± 0,096 (mit *fr*)

einen Ring enthalten, werden sich zusammensetzen aus Pflanzen, die für den 1. Ring erwartungsgemäß heterozygot, im 2. homozygot sind und Austauschpflanzen, die aus dem 1. Ring entweder 2 *Hookeri*-Anteile mit dem $+^{s}$-Allel aus *stringens* oder 2 *stringens*-Anteile mit dem $+^{fr}$-Allel aus ^{h}*Hookeri* enthalten, dazu im 2. Ring heterozygot sind. Pflanzen mit einem Ring haben meist kleine, mit 2 Ringen mittelgroße Blüten. Die anderen zur *s*-Koppelungsgruppe gehörenden Merkmale haben kleinere Korrelationskoeffizienten mit der Konfiguration, die infolge des großen mittleren Fehlers nicht von 0 verschieden sind, so daß nur auf Grund hiervon keine Lokalisierung möglich ist. Die Korrelationskoeffizienten mit der Epidermisfärbung und der Stengelkrümmung scheinen zunächst sehr groß, die Prüfung mit χ^2 ergibt aber $P_{hom} = 0{,}2—0{,}1$ bzw. $P_{hom} = 0{,}05—0{,}02$, d. h. eine zufallsgemäße Verteilung.

d) Weitere Kreuzungen. 1. Rückkreuzungen der F_2 mit stringens. Selbstungen von Pflanzen der F_2 wurden nicht vorgenommen, wohl aber 3 Rückkreuzungen mit *stringens*. Die Stammpflanzen hatten folgenden Phänotyp:

1941/87	kleinblütig	*sulfurea*,	Hypanthium	grün	fertil
1941/88	Blüten mittelgroß	*sulfurea*,	„	hellrot	fertil
1941/89	„ „	gelb	„	dunkelrot	fertil

Sie waren einer kleinen Probeaufzucht des Jahres 1941 entnommen, an der nur wenige Merkmale ausgezählt wurden. Über die anderen Eigenschaften der betreffenden Pflanzen (Stengelfärbung, Stengelkrümmung, Knospenfärbung, Kapselstreifung usw.) ist daher nichts bekannt. In 2 Aufzuchten wurden lediglich Feststellungen über das Vorhandensein einer Spaltung gemacht, aber keine Auszählungen vorgenommen. Immer waren die Pflanzen auffallend einheitlich: sehr groß, meist mit grünem Stengel, an der Spitze rot überlaufen. Falls Knirpse auftreten, ist die Spaltung 1 : 1 (92 : 81; 252 : 213). Die Blüten sind einheitlich klein oder spalten nach klein und sehr klein. (122 : 88 sehr klein; 98 klein : 132 sehr klein.) Die Stengel sind in einer Nachkommenschaft alle gerade, in den beiden anderen bei den meisten Pflanzen stark verkrümmt. Die Hypanthiumfarbe spaltet nach dunkel- und hellrot trotz des bei allen 3 Stammpflanzen verschiedenen Phänotyps. Die Kapseln sind in einer Aufzucht (41/87) dunkel- oder hellrot gestreift, immer zusammentreffend mit dunkel-

oder heller rot überlaufener Stengelspitze. In der Aufzucht 41/89 sind alle Stengel rot überlaufen an der Spitze, die Kapselstreifung spaltet nach auffallend dunkelrot gestreift (19 Pflanzen), mit normalen Streifen (35 Pflanzen), nur schwach angedeuteten Streifen (14 Pflanzen) oder ganz grün (15 Pflanzen), zusammen 68 Pflanzen mit rotgestreiften: 15 mit grünen Kapseln. Diese Spaltung deutet in Übereinstimmung mit den früheren Befunden auf die Mitwirkung von 2 Faktoren für die Streifung hin, von denen einer die verschiedenen Abstufungen der Färbung verursacht und sich anscheinend intermediär verhält. In der gleichen Nachkommenschaft findet sich auch eine Spaltung nach der Stengelfarbe: 49 dunkelrote Stengel : 10 nur schwach rot gefärbte : 24 grüne. Eine Spaltung des Faktors *fr* tritt nur auf in einer Aufzucht (41/89), und zwar 70 fertil : 13 steril. Die Abweichung von einer 1 : 1-Spaltung, die zu erwarten wäre, ist erheblich ($P < 0{,}01$). Die *stringens*-Chromosomen mit dem Allel *fr* kommen demnach in der heterozygoten F_2-Pflanze nur selten in der Eizelle vor, in den meisten Fällen wurden die betreffenden Gonen bei der Embryosackbildung durch solche mit $+^{fr}$–^{h}*Hookeri* verdrängt. Alle Pollensterilen dieser Aufzucht haben die Konfiguration 4 2 2 2 2 2. Die Elternpflanze war also für die Translokation der ersten beiden Chromosomen heterozygot und hatte in den Chromosomen 1 · 2, 3 · 4 das Allel $+^{fr}$, in 2 · 3 *fr*. Außerdem waren in dieser Pflanze die *Hookeri*-Chromosomen 5 · 6, 13 · 14 homozygot vorhanden, also 2 Bivalente an Stelle des 2. Viererringes. Die Rückkreuzung mit *stringens* ergibt dann fertile Pflanzen mit 2 Ringen (aus Eizellen, die von beiden Ringen die ^{h}*Hookeri*-Chromosomen enthalten) und Sterile mit 1 Ring (*stringens*-Chromosomen des 1. Ringes homozygot). Crossing-over zwischen *fr* und dem Translokationspunkt wurde unter der geringen Individuenzahl nicht beobachtet. Über die Korrelationen der Merkmale untereinander läßt sich aus dem gleichen Grunde hier und in den folgenden Kreuzungen nichts aussagen.

2. Rückkreuzungen der F_1. Mit der F_1 wurden 3 Rückkreuzungen vorgenommen, mit ^{h}*Hookeri · stringens* als ♀ und ♂ Elter. Als erste ist zu nennen: 34/203a *Oe. (^{h}Hookeri sulfurea · stringens)* × *Hookeri sulfurea*. Von 75 Samen keimten 73, Ausfälle sind nicht zu verzeichnen. Die Rosettenblätter zeigen eine Spaltung nach grün : rotrandig, die Stengel sind dunkelrot oder nur schwach gefärbt; die Kapseln aller Pflanzen rotgestreift. Die Blattzähnung spaltet nach 12 deutlich gezähnt : 26 mit fast glattem Blattrand, die Blütenfarbe 11 gelb : 27 *sulfurea*, die Hypanthiumfärbung 6 hellrot : 17 grün, rotgesprenkelt : 15 grün. Die Konfiguration wurde nur von wenigen Pflanzen bestimmt und ergab in 5 Fällen einen Viererring und in 19 Fällen 7 Bivalente. Bei der Rekombination zwischen Blüten- und Hypanthiumfarbe ist auffallend, daß die Pflanzen mit gelben Blüten hellrote oder grüne Hypanthien mit roten Tupfen und Streifen haben, die *sulfurea*-blütigen dagegen grün-gesprenkelte oder rein grüne. Alle *sulfurea*-Pflanzen haben nur Bivalente, unter den gelben überwiegen die Ringformen, es sind aber auch 2 Austauschpflanzen vorhanden mit 7 Bivalenten, die aus der Eizelle das *Hookeri*-Chromosom 3 4 mit dem Ende 3 und dem darin enthaltenen Allel $+^{s}$ aus *stringens* erhalten haben müssen. Entsprechend der Beziehung der Hypanthiumfärbung zur Blütenfarbe haben die Pflanzen mit grünen Hypanthien nur Bivalente, unter denjenigen mit getupften und hellroten Hypanthien kommen daneben Ringformen vor. Dies beweist erneut die Lage von *s* und *tub* in einem der Ringchromosomen.

Die 2. Rückkreuzung ist 43/203 *Oe. (^{h}Hookeri sulfurea · stringens)* × *st. igosa*. Es sind nur 8% taube Samen vorhanden, Ausfälle durch Zygotenletalität sind nicht zu verzeichnen, *stringens* enthält also in den Chromosomen, die in die Eizelle gelangen können, keine zygotischen Letalfaktoren. Von 89 gepflanzten Rosetten waren 41 normal, 48 Knirpse, die erwartete Spaltung 1 : 1. Bei allen Pflanzen ist der Gipfel flach, Stengel grün, an der Spitze rot überlaufen, die Knospen sind verwaschen rot mit schwachen grünen Streifen, Hypanthien hellrot, Kapseln grün, an einzelnen Pflanzen mit sehr blassen roten Streifen. Viele Rosetten blieben liegen. Von den 41 ausgezählten Pflanzen waren 36 fertil, 5 steril, also eine deutliche Abweichung von 1 : 1 durch Ausfall der sterilen ($P < 0{,}01$). In einigen Fällen wurde die Konfiguration bestimmt. Pflanzen mit nur Bivalenten fehlten ganz, 3 Sterile hatten einen Viererring. Von den Fertilen hatten 5 Pflanzen 2 Ringe, 2 Pflanzen nur 1 Ring.

Mit ^{h}*Hookeri sulfurea · stringens* ♂ liegt nur 1 Rückkreuzung vor: 43/203, Typ IIId (Zwerg *sulfurea* steril) aus *flavens · stringens* × ^{h}*Hookeri sulfurea · stringens)*, bei der also die Spaltung $s/+^{s}$ und $fr/+^{fr}$ im Pollen untersucht werden kann. Für beide ist eine 1 : 1-

Spaltung zu erwarten. Gefunden wurden 21 gelb : 35 *sulfurea* ($P = 0{,}1$—$0{,}05$) und 17 steril : 39 fertil ($P < 0{,}01$). Die Gesamtspaltung ergibt eine eindeutige Bevorzugung der Elternklassen mit 35 *sulfurea*-fertil und 17 gelb-steril. Es sind 4 gelb-fertile Pflanzen vorhanden, *sulfurea*-sterile fehlen ganz. Zusammen stehen 52 Nicht-Austauschindividuen gegen 4 Austauschindividuen, was einem crossing-over von 7,7% entspricht. Zugleich zeigt dies, daß hier die Benachteiligung von *s* durch die Pollenschlauchkonkurrenz sich nicht bemerkbar macht, da sogar die *sulfurea*-Pflanzen häufiger auftreten als die gelben. *fr* ist dagegen stark benachteiligt, die Spaltung weicht deutlich von der Erwartung 1 : 1 ab.

Aus diesen Rückkreuzungsergebnissen können einige Folgerungen gezogen werden, die die in der F_2 beobachteten Abweichungen verständlich machen. Die *fr*-Pollenschläuche sind gegenüber $+^{fr}$ benachteiligt in einem Maße, das die Unterlegenheit von *s* gegen $+^{s}$ noch übertrifft. Da beide Gene im Abstoßungsfall vorhanden sind, gleichen sich die Einflüsse von *s* und *fr* gegenseitig etwas aus. Von den beiden Nicht-Austauschklassen kommen die *s* $+^{fr}$-Pollenschläuche doch häufiger zur Befruchtung als die der Konstitution $+^{s}$ *fr*. Bei den $+^{s}+^{fr}$Austauschpollen fallen beide Hemmungsgene fort, so daß diese schneller wachsen und relativ häufig zur Befruchtung gelangen, während die reziproke Klasse *s fr* doppelt benachteiligt ist. Pflanzen des entsprechenden Phänotyps gelangen daher nicht zur Beobachtung, weder in der Rückkreuzung noch in der F_2, so daß dort trotz des crossing-overs von fast 8% eine absolute Koppelung vorgetäuscht wird. Bei der Konkurrenz der ♀ Gonen in der Samenanlage ist die Unterlegenheit von *fr* noch stärker ausgeprägt. In der Rückkreuzung mit *Oe. Hookeri sulfurea* überwiegen die *sulfurea*-Pflanzen sehr stark. Die Rückkreuzung mit *stringens-fr* ergibt eine stärkere Benachteiligung von *fr* gegenüber $+^{fr}$. Eine der Kreuzung III*d* $^{h} \times$ *Hookeri · stringens* entsprechende mit dem Bastard als ♀ Elter ist nicht möglich, da hierzu eine *Oe. strigosa sulfurea* benötigt würde, die nicht vorhanden ist. Die wichtigsten Aufschlüsse gibt die Konfigurationsbestimmung der Rückkreuzung ^{h}*Hookeri-sulfurea · stringens* × *Hookeri sulfurea*. Hier sind keine Ausfälle durch taube Samen oder eingehende Pflanzen (Knirpse!) zu verzeichnen, so daß die Fixierungen genaue Aussagen über die Konstitution der Eizellen der F_1 zulassen. Pflanzen mit 2 Ringen fehlen vollständig, mit einem Viererring sind selten. Daraus ergibt sich, daß die *stringens*-Chromosomen eines Viererringes sich im Embryosack nicht durchsetzen können und nur die *Hookeri*-Chromosomen dieses Ringes in die funktionierenden Eizellen gelangen. Die derart benachteiligten Chromosomen von stringens müssen im 2. Ring (Enden 5 · 6 · 13 · 14) enthalten sein, da $+^{s}$ und *fr*, die in den *stringens*-Chromosomen des 1. Ringes liegen, in den Eizellen vorkommen können. Alle *sulfurea*-Pflanzen haben 7 Bivalente, die Eizellen enthielten also die *Hookeri*-Chromosomen beider Ringe. Die gelbblütigen Pflanzen mit nur Bivalenten stellen Austauschindividuen dar, die aus Eizellen entstanden sind, in denen das *Hookeri*-Chromosom 3 · 4 das Ende 3 gegen das entsprechende des *stringens*-Chromosoms 2 · 3 mit dem Faktor $+^{s}$ ausgetauscht hat. Fünf weitere gelbblütige Pflanzen haben einen Viererring. Bei diesen sind die *stringens*-Chromosomen 2 · 3 und 1 · 4 durch die Eizelle gegangen.

Schon von der Komplexkombination *flavens · stringens* ist bekannt, daß sich dort der *stringens*-Anteil des Viererringes (Chromosomen 5 · 14, 13 · 6) in der Samenanlage nicht durchsetzen kann. In ^{h}*Hookeri · stringens* ist der gleiche Ring vorhanden und auch hier werden seine *stringens*-Chromosomen nicht durch

die Eizelle weitergegeben. Der *stringens*-Anteil des 1. Ringes tritt nur selten in der Eizelle auf. Da in *flavens · stringens* das *stringens*-Chromosom 2 · 3 in normaler Häufigkeit in der Eizelle vorkommt, liegt es nahe, den Einfluß dem Chromosom 1 · 4 zuzuschreiben. Die funktionsfähigen Eizellen enthalten meist von beiden Viererringen den *Hookeri*-Anteil, in wenigen Fällen auch die *stringens*-Chromosomen des 1. Ringes. Eizellen mit den Chromosomen 5 · 14, 6 · 13 (*stringens*-Anteil des 2. Ringes) kommen nicht vor. Diese Verhältnisse könnten so erklärt werden, daß die Gonenkonkurrenz meist zugunsten der Gonen ausgeht, die die *Hookeri*-Chromosomen des 1. Ringes (also die Chromosomen 1 · 2, 3 · 4) enthalten, seltener zugunsten derjenigen mit den *stringens*-Chromosomen 1 · 4, 2 · 3. Diejenigen von diesen Eizellen, die *stringens*-Chromosomen des Ringes 5 · 6 · 13 · 14 enthalten (also die Hälfte aller Samenanlagen), gehen zugrunde. Hier wäre demnach ein Embryosack- oder Eizellen-Letalfaktor wirksam. Diese abortierenden Samenanlagen sind nach Selbstung der F_1 als „Staub" in den reifen Kapseln festzustellen. Die mangelnde Fähigkeit von Gonen, die wesentliche Teile von in der Stammart nur pollenaktiven Komplexen enthalten, einen funktionsfähigen Embryosack zu bilden, wurde bereits von Renner festgestellt (Renner 1940), so daß diese Beobachtung nicht isoliert dasteht. Für genauere Aussagen sind Untersuchungen über den Verlauf der Meiosis in den Samenanlagen sowie über Entwicklung von Embryosack und Embryo an der F_1 notwendig, die nachgeholt werden sollen.

e) Zusammenfassung. Bei der Untersuchung von *^{h}Hookeri sulfurea · stringens* erweist sich *^{h}Hookeri* als rezessiv für fast alle Gene durch das Fehlen größerer Spaltungen in der Rückkreuzung mit *stringens*. Die Rückkreuzungen zeigen, daß alle Anthozyanmerkmale durch mehrere Gene bedingt werden, deren genaue Analyse nicht möglich ist, weil die Mehrfachrezessiven nicht vorhanden, meist sogar nicht bekannt sind. Entsprechend der Bevorzugung von *sulfurea* ist auch für alle anderen mit *s* gekoppelten Merkmale der *Hookeri*-Phänotyp häufiger als der Erwartung entsprechen würde.

Die erwarteten 5 Koppelungsgruppen lassen sich nachweisen. Die 1. Gruppe ist mit dem Viererring der Enden 1 · 2 · 3 · 4 identisch und enthält neben *fr* und *s* Gene für fast alle Merkmale, in denen sich *^{h}Hookeri sulfurea* und *stringens* unterscheiden, nämlich für Hypanthiumfärbung, Kapselstreifung, Färbung der Stengelspitze, Knospenstreifung, Blütengröße und Pollensterilität. Allele aus *^{h}Hookeri-sulfurea: s*, $+^{fr}$, str_s, $+^{tub}$, $+^{Acro}$, *parv. stringens*-Allele: $+^s$, *fr*, str_{st}, tub_m, *vit*, $+^{ra}$, $+^{parv}$, *Acro*.

Für die 2. Gruppe konnte nachgewiesen werden, daß sich hier Loci für Kapselstreifung und Form der Knospenspitzen befinden. Die Allele *car* und $+^{acu}$ stammen aus *^{h}Hookeri sulfurea*, die reziproken $+^{car}$ und *acu* aus *stringens*. Die in *^{h}Hookeri · stringens* vorhandene Koppelung mit der Stengelspitzenfarbe tritt hier nicht so deutlich hervor wegen der Überschneidung mit der 1 Koppelungsgruppe.

Aus der 3. Gruppe ist der Knirpsfaktor $kr/+^{kr}$ bekannt, der bereits im Chromosom 7 · 8 lokalisiert wurde. Eine 4. Koppelungsgruppe muß für den Krümmungsfaktor *ge* angenommen werden.

Von der Gruppe im Viererring 5 · 6 · 13 · 14 ist nur festgestellt, daß sie Faktoren enthält, die bewirken, daß der *stringens*-Anteil (die Chromosomen 5 · 14, 6 · 13) nicht durch die Eizelle weitergegeben wird.

Von diesen beiden letzten Koppelungsgruppen gelangen die *stringens*-Homozygoten nicht zur Beobachtung. Eine Korrelation anderer Merkmale mit ihnen, durch die eine Zuweisung weiterer Loci erfolgen könnte, kann daher nicht untersucht werden. Die Lokalisierung der 2. und 4. Koppelungsgruppe wurde bereits bei *hHookeri · stringens* besprochen.

Die Abweichungen, die sich für die *stringens*-Allele aus der Kombination mit beiden *Hookeri*-Komplexen ergaben, konnten so erklärt werden, daß in *stringens* Allele enthalten sind, die zwar selbst auf die Ausbildung bestimmter Merkmale einwirken, deren Einfluß aber durch andere Gene modifiziert werden kann, während die entsprechenden Allele aus *hHookeri* und *hHookeri-sulfurea* einer solchen Modifikation ihrer Ausprägung nur in geringem Maße zugängig sind.

Die F_2 und Rückkreuzungen geben Aufschluß über die Gonenkonkurrenzverhältnisse. Im Embryosack setzen sich Gonen mit $s +^{fr}$ gegenüber $+^{s}$ *fr* leichter durch. Die *stringens*-Chromosomen des 2. Ringes kommen überhaupt nicht in der Eizelle vor. Im Pollen wird die Benachteiligung von *s* gegen $+^{s}$ aufgehoben durch die Koppelung mit $+^{fr}$ bzw. *fr*, die ebenfalls auf die Pollenschlauchkonkurrenz einwirken. Pollen der Konstitution $+^{s}$ $+^{fr}$ kommt, wenn er durch crossing-over auftritt, schneller zur Befruchtung als die Elternkombinationen. Die Zusammenstellung *s fr* ist doppelt benachteiligt und fällt vollständig aus.

Zwischen den Loci *fr* und *s* kommt crossing-over nur in sehr geringem Ausmaß vor (7,7%) im Gegensatz zu *flavens · stringens*, wo der Austausch so nahe an 50% herankommt, daß freie Rekombination vorgetäuscht wird.

VIII. hHookeri · velans.

a) Allgemeines. Für die Untersuchung dieser Komplexverbindung stehen 2 Gruppen von Kreuzungen zur Verfügung, nämlich Nachkommenschaften aus *Oe.* (*Hookeri* × *Lamarckiana* DE VRIES) *hHookeri · velans*, die Selbstung und Rückkreuzung mit *Oe. Lamarckiana* und aus *Oe.* (*Hookeri sulfurea* × *Lamarckiana brevistylis* Freiburg) *hHookeri sulfurea · velans brevistylis*, die Selbstung und F_3 sowie weitere Kreuzungen mit Pflanzen dieser F_2. Die Konfiguration des 1. Bastards wurde bestimmt als 4 2 2 2 2 2, die des anderen muß die gleiche gewesen sein, wie sich aus der Nachkommenschaft ergab. Der Viererring mit den Chromosomenenden 5 · 6 · 7 · 8 enthält den Letalfaktor von *velans*. Bei Selbstung ist zu erwarten, daß $^1/_4$ aller Zygoten als taube Samen ausfallen. Diese enthalten zugleich mit dem Faktor let_{vel} den *velans*-Anteil des Viererringes homozygot, was sich auf die Spaltung der Konfiguration auswirken muß.

b) hHookeri · velans, F_2 und F_1R. Von 300 Samen der F_2 *hHookeri · velans* sind 28,3% taub, die erwarteten *velans · velans*-Homozygoten, der Rest keimt fast vollständig. Ausfälle vor dem Auszählen sind nicht vorhanden. Auffällig ist, daß die sichelblättrigen Pflanzen, die in der Nachkommenschaft von *flavens · velans* auftreten, vollständig fehlen. Die Pflanzen der F_2 sind einander sehr ähnlich. Es ist eine deutliche Spaltung vorhanden, die zumeist quantitative Merkmale betrifft, bei denen die Extreme deutlich verschieden, aber durch gleitende Übergänge verbunden sind. Hierher gehören die Merkmale Blattzähnung (deutlich gezähnt : fast glatt) und die Form der Kelchblattspitzen. Diese sind sehr kurz-dick, wie bei *Oe. Hookeri*, oder etwas länger und dünn, etwa wie die Mittelform aus *flavens*-Kreuzungen. Eine Zwischenform ist auch hier vorhanden, so daß die Einordnung einer bestimmten Pflanze schwierig ist. Nicht auszählbar sind vor allem die Anthozyanmerkmale: Intensität der Stengel- und Knospenfärbung, Knospenstreifung, Hypanthiumfärbung (dunkelrot: zuerst grünlich, beim Verblühen rot werdend). Eindeutig klassifizierbar ist nur die Blattform (*Hookeri*-ähnlich schmal und *velutina*-ähnlich oval). Eine Auswertung dieser Spaltungen ergab nichts besonderes, Fixierungen von Einzelpflanzen liegen nicht vor. Die Rückkreuzung der F_1 mit *Oe. Lamarckiana* DE VRIES ergibt *laeta* und *velutina*. Alle Pflanzen der letzteren Gruppe sind normalwüchsig, ohne jede Andeutung von Sichelblättrigkeit.

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1940/28	*Oe. (Hookeri* × *Lamarckiana* de Vries*) ʰHookeri · velans*	F_1	1942
1942/222	*Oe. (ʰHookeri · velans)* selbst	F_2	1943
1942/224	*Oe. ʰHookeri · velans* × *Lamarckiana* de Vries	F_1♀R	1943
*1938/174	*Oe. (Hookeri sulfurea* × *Lamarckiana brevistylis* Freiburg*) ʰHookeri · sulfurea · velans brevistylis*/selbst	F_2	1942
1942/238	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_2, Pflanze 120, selbst	F_3	1943
1942/239	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_2, Pflanze 119, selbst	F_3	1943
1942/240	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_2, Pflanze 115, selbst	F_3	1943
1942/241	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_2, Pflanze 116, selbst	F_3	1943
1942/242	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_2, Pflanze 117, selbst	F_3	1943
1943/160	*Oe. ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* pollensteril × *brevistylis*, beide Pflanzen aus 1942/241	F_4	1943
1943/167	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis) brevistylis*, selbst	F_4	1944
1942/236	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis)* pollensterile Pflanze × *Lamarckiana* Renner	F_2♀R	1943
1942/237	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis)* pollensterile Pflanze × *Lamarckiana* de Vries	F_2♀R	1943
1943/161	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis)* pollensterile Pflanze × *Lamarckiana brevistylis* Jena	F_3♀R	1944
1943/162	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis)* pollensterile Pflanze × *Lamarckiana brevistylis* Freiburg	F_3♀R	1944
1942/235	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis)* pollensterile Pflanze × *strigosa*	F_1	1943
1943/150	*Oe. (ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* pollensterile Pflanze × *strigosa)* selbst	F_2	1944
1943/151	wie 1943/150, andere Pflanze	F_2	1944

c) Die Spaltung der Merkmale in der F_2 von ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis. Zur Analyse der Komplexverbindung *ʰHookeri sulfurea · velans brevistylis* steht nur eine F_2 zur Verfügung, Rückkreuzungen sind nicht vorhanden. Eine Kontrolle der Ergebnisse ist aber mit Hilfe von 5 F_3-Aufzuchten möglich. Von den 934 Samen der F_2 keimten 530; 40,05% waren taub. Dieser Prozentsatz ist sehr hoch, da bei einer Selbstung von *ʰHookeri · velans* nur 25% *velans · velans*-Homozygoten als taube Samen zu erwarten sind, während *ʰHookeri · ʰHookeri* und *ʰHookeri · velans* normal keimen.

Sichelblättrigkeit. Von den 530 pikierten Sämlingen gingen bis zum Auspflanzen 135 ein, von da bis zur endgültigen Auszählung nochmals 102. Diese Pflanzen hatten verkümmerte, sichelförmig verkrümmte Blätter und blieben im Wachstum sehr zurück. Nur 10 davon, kleine und verkrüppelte Exemplare, kamen zur Blüte. Insgesamt waren 247 sichelblättrige Pflanzen unter 530 vorhanden.

Unter den übrigbleibenden 293 Pflanzen der F_2 tritt eine Spaltung nach vielen Merkmalen auf, die sich in 2 Gruppen einteilen lassen: solche, die sicher unifaktoriell spalten und diejenigen, die durch mehrere Faktoren beeinflußt werden. Zur 1. Gruppe gehören *sulfurea, brevistylis* und ein neu aufgetretener Faktor für Pollensterilität, *sterilis.*

sulfurea. Es sind 17 *sulfurea*-Pflanzen vorhanden und 278 gelbe statt der erwarteten 73,25 : 219,75. Die Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz, bei der *s* gegenüber $+^s$ unterliegt, ist also erheblich. Nur 11,6% der zur Befruchtung kommenden Pollenschläuche sind *s*, gegen 50% *s* im Pollen.

brevistylis (Davis 1918). Für die Griffelform ist die Spaltung, wie erwartet, 3 : 1, 210 normale und 83 *brevistylis*-Pflanzen. ($P = 0{,}2$—$0{,}1$).

Pollensterilität (sterilis). Völlig unerwartet ist das Auftreten von pollensterilen Pflanzen. Phänotypisch ähneln diese den aus *stringens*-Kreuzungen bekannten Formen. Die Antheren

sind von normaler Größe, aber leer und zusammengefallen. Die Abweichung der Spaltung nach 99 sterile : 194 normale von der Erwartung 3 : 1 ist mit $P < 0{,}01$ gesichert.

Kelchblattspitzen. Nach der Form der Kelchblattspitzen sind 3 Klassen zu unterscheiden: mäßig lang und dünn (159 Pflanzen), extrem kurz-dick (91 Pflanzen) und eine Mittelform, bei der Länge und Dicke der Spitzen in der Mitte zwischen den beiden anderen stehen (43 Pflanzen). Die „langen" Spitzen sind, wie bei *hHookeri · velans*, kürzer als bei *flavens*-Nachkommen.

Blattform. Die Blattform zeigt größere Unterschiede, die vor allem darauf beruhen, daß das Blatt, wie bei *Oe. Hookeri*, gleichmäßig schmal und langgestreckt ist oder breit-oval, mit der größten Breite vor der Mitte des Blattes. Von der ersten Art sind 237 Pflanzen vorhanden, von der anderen 59.

Blattzähnung. Der Blattrand kann ganz glatt oder verschieden stark gezähnt sein. In der F_2 wurde dieses Merkmal nicht ausgewertet.

Knospenfärbung. Bei 222 Pflanzen sind die ganzen Knospen stark rot gefärbt, die Grenzen zwischen den einzelnen Kelchblättern heben sich nur als etwas blassere Streifen ab. Bei den übrigen 70 sind an diesen Stellen breite grüne Streifen vorhanden. Eine einzelne Pflanze trat auf, an der die Ausprägung der grünen Streifen in der Mitte zwischen den beiden Formen stand. Die gefundenen Zahlen scheinen auf eine unifaktorielle Mendelspaltung 3 : 1 hinzuweisen, wobei stark rot über grüngestreift dominiert. Über den Phänotyp der F_1 sind keine Aufzeichnungen vorhanden, aus denen Schlüsse über die Dominanz gezogen werden könnten. Die eine beobachtete Ausnahmepflanze mit blaßgestreiften Knospen läßt jedoch vermuten, daß die Verhältnisse hier nicht so einfach zu deuten sind.

Hypanthium. Die Hypanthiumfärbung schwankt zwischen dunkelrot, hellrot und grün (88 : 112 : 93). Diese Zahlen zeigen schon, daß keine unifaktorielle Spaltung vorliegen kann.

Stengelfarbe. Die Stengelfarbe variiert von stark rot über schwach rot angelaufen zu grün, rotgetupft, wobei der Übergang zwischen den Rotschattierungen nicht immer scharf ist. Die Spaltungszahlen sind: 205 rot (davon 152 stark und 53 schwach gefärbt) : 88 grün. Inwieweit die verschiedenen Schattierungen des Anthozyangehaltes hier genetisch bedingt sind, kann nicht entschieden werden, da sie anscheinend von Außeneinflüssen, z. B. Besonnung, ziemlich abhängig sind. Für rot : grün kann die gefundene Abweichung von 3 : 1 mit $P = 0{,}05$—$0{,}02$ gerade noch zufällig sein. In anderen Kreuzungen hat sich dagegen rot als rezessiv erwiesen.

Zusammenfassend ist über die Anthozyanmerkmale zu sagen, daß anscheinend alle durch mehrere Gene bedingt werden. Eine klare unifaktorielle Spaltung konnte in der F_2 nirgends nachgewiesen werden.

Geschlängelter Stengel (serpentina). Kurz erwähnt sei noch, daß viele Pflanzen beobachtet wurden, deren Stengel nicht gerade aufwärts wuchs, sondern mehr oder weniger deutlich geschlängelt war (193 Pflanzen gerade : 100 geschlängelt). Für 3 : 1 ist $P < 0{,}01$, eine ungestörte monohybride Spaltung kann nicht vorliegen.

Konfiguration. Die Konfiguration verhält sich erwartungsgemäß wie ein unifaktoriell bedingtes Merkmal. Da in der Meiosis die beiden am Ring beteiligten *Hookeri*-Chromosomen 5 6 und 7 · 8 zusammenbleiben, ebenso die beiden *velans*-Chromosomen 5 · 8 und 6 · 7, ist in der F_2 eine Aufspaltung zu erwarten, bei der $^1/_4$ aller Pflanzen nur *Hookeri*-Chromosomen enthält und 7 Bivalente bildet, $^1/$ zur Hälfte *Hookeri*- und *velans*-Chromosomen und damit einen Viererring und $^1/$ der Pflanzen nur *velans*-Chromosomen bekommt und so wieder nur Bivalente bilden kann. Da aber die Chromosomen 5 · 8 und 6 · 7 zugleich den Letalfaktor von *velans* enthalten, fallen die Pflanzen dieser letzten Gruppe als taube Samen aus. Es ist also eine Spaltung zu erwarten, bei der auf 1 Pflanze mit nur Bivalenten 2 mit einem Viererring kommen. Diese Verhältnisse verschieben sich durch die crossing-over-Individuen, bei denen wenigstens einer der beteiligten Gameten den Letalfaktor ausgetauscht hatte und die dadurch mit 2 *velans*-Genomen (= 7 Bivalenten) lebensfähig sind. Da diesen andere cros ing-over-Pflanzen mit einem Viererring oder 2 *Hookeri*-Genomen und 2 *velans*-Letalfaktoren gegenüberstehen, die als taube Samen ausfallen, werden die Zahlenverhältnisse verschoben, in der Weise, daß etwas zu viel Pflanzen mit 7 Bivalenten und zu wenige mit einem Viererring auftreten werden. Das Maß dieser Abweichung wird von der Größe des crossing-over abhängen. Aus der guten Übereinstimmung der gefundenen Häufigkeiten, 36 Pflanzen mit Bivalenten : 58 mit einem Viererring, mit der Erwartung von 31,3 : 62,7 ($P = 0{,}3$—$0{,}2$) kann umgekehrt geschlossen werden, daß das crossing-over des Letal-

faktors von *velans* gegenüber dem Translokationspunkt so gering ist, daß es bei den zur Verfügung stehenden Individuenzahlen nicht in Erscheinung tritt.

d) Die Korrelationen zwischen den Merkmalen. 1. Koppelung zwischen br und ster. Die in *hHookeri sulfurea · velans brevistylis* beobachteten Spaltungen können in ihrem Auftreten nicht unabhängig voneinander sein. Es sind 12 Merkmale einschließlich Konfiguration und Letalfaktoren vorhanden, von denen mehrere sicher polymer bedingt sind, dagegen nur 6 frei rekombinierbare Chromosomengruppen. Das Auftreten gekoppelter Gene ist daher zu erwarten, d. h. die Aufspaltung darf keine zufallsgemäße sein, sondern bestimmte Eigenschaftskombinationen werden bevorzugt vorkommen. Auffallend ist eine sehr deutliche Koppelung zwischen dem neu aufgetretenen Faktor für Pollensterilität und *brevistylis*. Die meisten kurzgriffeligen Pflanzen haben zugleich sterile Antheren. Dies ist bemerkenswert deshalb, weil *br* in allen bisher untersuchten Komplexkombinationen freie Spaltung zeigte, hier dagegen eine eindeutige Koppelung mit einem anderen Locus vorhanden ist. Trotz der gestörten Spaltung des Sterilitätsfaktors ist hier eine Berechnung des crossing-overs möglich und ergibt 34,5%.

		Griffel		$r \pm f$
		normal	*brevistylis*	
Antheren	fertil	159	35	$0{,}320 \pm 0{,}052$
	steril	51	48	

2. Korrelationen mit der Form der Kelchblattspitzen. Infolge dieser Koppelung zeigen beide Faktoren auch eine Korrelation mit den gleichen anderen Merkmalen. Zwischen *brevistylis* und *sterilis* einerseits, der Blattform, Form der Knospenspitzen und Stengelschlängelung andererseits bestehen Beziehungen in der Weise, daß die Pollensterilen und die *brevistylis*-Pflanzen vorzugsweise eine bestimmte Ausbildung dieser Merkmale zeigen. Die Zusammenhänge sind aber nicht so konstant, daß ausschließlich die bekannte Polyphänie des Allels *br* als Ursache angenommen werden muß. Die Neukombinationen treten in zum Teil sehr geringer Anzahl auf, sind aber immer vorhanden. Die Form der Knospenspitzen hängt ab von den beiden Merkmalen, was zum Teil auf der Pleiotropie des Allels *br* beruht. Die Pollensterilen haben meist etwas abgestumpfte Knospen, die *brevistylis* solche mit extrem kurzen Spitzen, was bei den Doppelt-Rezessiven noch stärker ausgeprägt ist. Einzelne Pflanzen weichen aber von dieser Regel ab: 1 *brevistylis*-Pflanze mit spitzen, 9 normale mit stumpfen Knospen. Außer der Polyphänie von *brevistylis* ist hier also noch ein Faktor vorhanden, der unabhängig davon die Form der Knospenspitzen beeinflußt und mit *br* sehr eng gekoppelt sein muß, da die Austauschtypen äußerst selten sind.

		Knospenspitzen			$r \pm f$
		lang-dünn	mittel	extrem kurz dick	
Griffel	normal	158	43	9	$0{,}849 \pm 0{,}016$
	brevistylis	1	—	82	
Antheren	normal	139	16	39	$0{,}444 \pm 0{,}047$
	steril	20	27	52	

3. Korrelationen mit der Blattform. Die Blattspitze der *brevistylis*-Pflanze ist immer abgestumpft, die Form des Blattes, schmal oder oval, wird aber davon nicht beeinflußt, denn beide Typen treten sowohl mit *brevistylis* wie mit normalgriffelig zusammen auf. Dabei ist eine deutliche Abhängigkeit in der Rekombination beider Merkmale festzustellen. Die normalgriffeligen Pflanzen haben fast alle schmale Blätter, unter den *brevistylis* überwiegen die breit-ovalen Formen. Zusammen mit der Pollensterilität tritt dagegen fast freie Spaltung auf ($r = 0{,}078 \pm 0{,}058$). Zwischen der Blattform und der Form der Knospenspitzen besteht wieder eine deutliche Beziehung mit Bevorzugung der Kombination Schmalblatt + lange Kelchblattspitzen und fast ausschließlich kurz-dicken Spitzen unter den Ovalblättrigen.

		Blattform			$r \pm f$
		Hookeri-ähnliches Schmalblatt	Mittelform	*velutina*-ähnliches breitovales Blatt	
Griffel	normal	203	1	6	0,660 ± 0,033
	brevistylis	32	2	49	
Knospenspitzen	lang	158	—	1	0,637 ± 0,035
	mittel	41	—	2	
	kurz-dick	36	3	52	

4. Korrelationen mit der Stengelform. Das Merkmal *serpentina*, geschlängelter Stengel, zeigt im Auftreten einige Abhängigkeit von der Griffellänge, Knospen- und Blattform in der Weise, daß Pflanzen mit den Merkmalen *brevistylis*, stumpfe Knospen und ovalen Blättern, oft geschlängelte Stengel haben, während dieser zusammen mit den Merkmalen des *Hookeri*-Phänotyps nur selten vorkommt. Mit allen anderen Eigenschaften liegt freie Rekombination vor.

		Stengel		$r \pm f$
		gerade	*serpentina*	
Griffel	normal	151	59	0,202 ± 0,056
	brevistylis	42	41	
Kelchblattspitzen	lang	111	43	0,146 ± 0,057
	mittel	34	9	
	kurz-dick	48	43	
Blattform	Schmalblatt	166	69	0,223 ± 0,058
	mittel	3	—	
	breit-oval	24	31	

Auf Grund der bisher betrachteten Korrelationen kann angenommen werden, daß Gene für Griffelform *brevistylis*, Kelchblattspitzenform, Blattform *ovata*, Stengelausbildung *serpentina* und Pollensterilität *sterilis* miteinander gekoppelt sind. Diese Feststellung ist besonders interessant, weil für *br* bisher immer freie Rekombination gefunden wurde. Diese bezog sich aber nur auf die Spaltung gegenüber den Komplexen, nicht jedoch auf den Zusammenhang mit einzelnen Merkmalen. Hier läßt sich also zeigen, daß *br* nicht die bisher vermutete Ausnahmestellung einnimmt, sondern in Analogie zu dem Befund für *co* doch deutliche Koppelung mit einzelnen Loci nachzuweisen ist. Für die Fälle, in denen im Widerspruch zur Erwartung anscheinend freie Rekombination mit *br* gefunden wurde, kann daher angenommen werden, daß ein sehr hoher Austausch zwischen dem Locus *br* und dem Komplex, d. h. dem Translokationspunkt des betreffenden Chromosoms, vorliegt.

5. Korrelationen mit der Knospenstreifung. Die Anthozyanmerkmale zeigen untereinander enge Beziehungen in ihrem Auftreten. Dunkelrotes Hypanthium, stark rote Knospen und grüne Stengel einerseits, grünes Hypanthium, grüngestreifte Knospen und rote Stengel andererseits kommen bevorzugt zusammen vor. Die übrigen möglichen Kombinationen zwischen diesen Merkmalen sind alle vorhanden, aber sehr viel seltener als einer zufallsmäßigen Rekombination entsprechen würde. Dadurch, daß alle Möglichkeiten verwirklicht werden können, ist es ausgeschlossen, daß es sich um die Wirkung eines pleiotropen Anthozyanfaktors handelt, sondern es müssen 3 getrennte Gene angenommen werden, die miteinander gekoppelt sind und auf die Ausbildung des Anthozyans in den verschiedenen

Pflanzenteilen einwirken. Es bestehen darüber hinaus Zusammenhänge zwischen der Knospenstreifung und einigen Merkmalen der *brevistylis*-Gruppe, nämlich mit Griffelform, Pollensterilität und der Form der Kelchblattspitzen. Bevorzugt sind hier die Kombinationen von roten Knospen mit kurzen Kelchblattspitzen, *brevistylis* und sterilen Antheren sowie die reziproken Zusammenstellungen.

		Knospenstreifung		$r \pm f$
		ganz rot	grün	
Griffel	normal	150	60	0,175 ± 0,057
	brevistylis	73	10	
Antheren	normal	136	58	0,197 ± 0,056
	steril	87	12	
Kelchblatt-spitzen	lang	112	47	0,168 ± 0,057
	mittel	32	11	
	kurz-dick	79	12	
Hypanthium	dunkelrot	85	3	0,477 ± 0,041
	hellrot	96	16	
	grün	42	51	
Stengel	dunkelrot	108	44	0,125 ± 0,058
	schwach rot	42	11	
	grün	73	15	

6. Korrelationen mit der Hypanthiumfärbung. Für die Hypanthiumfärbung besteht außer zu den bereits erwähnten Anthozyanmerkmalen nur eine Korrelation mit der Pollensterilität. Hier treten die Kombinationen rotes Hypanthium + sterile Antheren und fertil-grün besonders häufig auf.

		Hypanthium			$r \pm f$
		dunkelrot	hellrot	grün	
Antheren	fertil	52	67	75	0,180 ± 0,057
	steril	36	45	18	
Stengel	dunkelrot	37	57	58	0,143 ± 0,057
	rot	20	20	13	
	grün	31	35	22	

Zwischen der Stengelfärbung und allen anderen Merkmalen, mit Ausnahme der bereits genannten Anthozyanfaktoren, besteht freie Spaltung.

7. Korrelationen mit der Blütenfarbe. Mit der Blütenfarbe liegt in den meisten Fällen keine Koppelung vor, sie zeigt in ihrem Auftreten nur einen deutlichen Zusammenhang

		Blüte		$r \pm f$
		gelb	*sulfurea*	
Stengel	rot	137	15	0,171 ± 0,056
	schwach rot	52	1	
	grün	87	1	
Knospen	rot	220	2	0,375 ± 0,050
	schwach rot	1	—	
	gestreift	55	15	
Hypanthium	rot	88	—	0,273 ± 0,058
	hellrot	110	2	
	grün	78	15	

mit der Stengel-, Knospen- und Hypanthiumfärbung. Die Gelbblütigen haben bevorzugt grüne Stengel, rote Knospen und rotes Hypanthium, die *sulfurea*-Pflanzen dagegen vorwiegend rote Stengel, grüngestreifte Knospen und grünes Hypanthium. Die übrigen Merkmale zeigen unter den gelben und *sulfurea*-Pflanzen annähernd zufallsgemäße Verteilung.

8. Korrelationen mit der Konfiguration. Für die Konfiguration wird erwartet, daß sie von fast allen Merkmalen unabhängig ist, weil sehr viele Gene in der *sulfurea*-Gruppe lokalisiert werden konnten, die bereits dem Chromosom 3 · 4 zugewiesen ist. Durch die geringe Anzahl der Individuen, bei denen eine Bestimmung der Konfiguration möglich war, ist der Korrelationskoeffizient mit einem sehr großen Fehler behaftet. Einen sicher von 0 verschiedenen Korrelationskoeffizienten zeigt die Konfiguration nur mit der Hypanthiumfärbung.

Die Pflanzen mit dunkelrotem Hypanthium haben bevorzugt einen Viererring, nur sehr selten 7 Bivalente. Bei hellrotem und grünem Hypanthium findet sich demgegenüber eine Bevorzugung der Bivalentkonfiguration. Da einerseits die Pflanzen mit einem Viererring heterozygot für die Translokation und, mit Ausnahme der crossing-over-Individuen, für die in den beteiligten Chromosomen gelegenen Gene sind, andererseits der bevorzugte Phänotyp hier „dunkelrotes Hypanthium" ist, muß das Allel *Cerasina* (kirschenfarbig),

		Konfiguration		$r \pm f$
		7 Bivalente	Viererring 5 Bivalente	
Hypanthium	dunkelrot	3	28	0,391 ± 0,087
	hellrot	16	17	
	grün	17	13	

das diese Ausfärbung bedingt, dominant sein. Das rezessive Allel bewirkt demnach eine Färbung, die nach hellrot oder grün modifiziert werden kann. Die Pflanzen mit Bivalenten sind für die *Hookeri*-Chromosomen des Ringes homozygot, ebenso für das in ihnen enthaltene Allel, das hierdurch als rezessiv und „nicht dunkelrot" ($+^{Cer}$) identifiziert werden kann. Die 3 Pflanzen mit 7 Bivalenten und dunkelrotem Hypanthium sind Austauschindividuen. Von den Pflanzen mit grünem Hypanthium dürften nur wenige einen Viererring aufweisen, tatsächlich wurden aber in dieser Klasse viele beobachtet. Die Erklärung hierfür gibt folgende Überlegung: Es wurde festgestellt, daß in der *sulfurea*-Koppelungsgruppe ein Gen für Hypanthiumfärbung vorhanden ist, das in einem rezessiven Allel (aus *Oe. Hookeri sulfurea*) grüne Färbung des Hypanthiums bedingt. Dieses spaltet natürlich unabhängig von der Konfiguration. Unter den homozygot-rezessiven „grünen" Pflanzen und den heterozygoten Anthozyanhaltigen finden sich die Konfigurationen 7 Bivalente und Viererring + 5 Bivalente im gleichen Verhältnis wie im Gesamtmaterial, d. h. 1 : 2. Unter den Pflanzen, bei denen eine Anthozyanbildung an sich möglich ist, tritt durch die Einwirkung eines im Ring gelegenen Gens eine weitere Spaltung ein nach hellrot + grün : dunkelrot, die jetzt eine Korrelation mit der Konfiguration zeigt in der Weise, daß die Dunkelroten vorwiegend einen Viererring haben, diejenigen mit wenig Anthozyan dagegen Bivalente. Die „nichtdunkelroten" Pflanzen sind also aus 2 Genotypen zusammengesetzt. Bei dem einen, von der Konfiguration unabhängigen, überwiegen die Pflanzen mit einem Viererring, bei dem anderen diejenigen mit 7 Bivalenten. Beide Häufigkeiten summieren sich in der Weise, daß die Verteilung 1 : 1 für Bivalente und Ring zustande kommt. Weiter läßt sich aus diesen Zahlen noch schließen, daß das im *sulfurea*-Chromosom enthaltene Gen *epistatisch* ist über das im Ringchromosom enthaltene, da das erstere auf alle Fälle zur Auswirkung kommt, das zweite dagegen nur, wenn vom anderen das Rot-Allel anwesend ist.

Zusammenfassend läßt sich über die Rekombination der einzelnen Merkmale sagen, daß nur wenige Verteilungen zwischen je 2 Eigenschaften für eine zufallsmäßige Verteilung der betreffenden Gene sprechen. Die meisten Merkmale weisen in ihrem Auftreten bestimmte Beziehungen zu anderen auf. Die Blütenfarbe zeigt eine deutliche Korrelation zu den Anthozyanmerkmalen, diese

wiederum untereinander. Diesen gegenüber steht eine 2. Gruppe von Merkmalen, die alle mit *br* und *ster* gekoppelt sind. Auffallend ist nun, daß der Pollensterilitätsfaktor eine Koppelung zeigt mit 2 Merkmalen, die ihrerseits mit *s* gekoppelt sind, nämlich Knospen- und Hypanthiumfarbe. Eine Korrelation mit nur einem dieser Merkmale könnte darauf beruhen, daß dieses bifaktoriell bedingt ist und ein Gen mit *s*, das andere mit *ster* gekoppelt ist. Es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß dies für 2 Merkmale gleichzeitig zutrifft. Hinzu kommt noch, daß „*sterilis*" mit der gleichen Ausbildung der beiden Merkmale zusammentrifft wie gelbe Blüten und normale Antheren entsprechend wie mit *sulfurea*-Blüten. Da fertil-*sulfurea* aus *hHookeri* stammt und steril-gelb aus *velans* von *Oe. Lamarckiana brevistylis*, ist dieses Resultat verständlich, wenn man annimmt, daß beide Gene der gleichen Koppelungsgruppe angehören. Wenn diese Deutung zutrifft, muß eine andere Erscheinung, die bereits in *flavens · stringens* beobachtet wurde, davon die Folge sein: Da *s* in der Pollenschlauchkonkurrenz gegenüber $+^s$ unterlegen ist, müssen alle Gene, die mit *s* gekoppelt sind, ebenfalls eine Verschiebung ihrer Spaltungszahlen erfahren, in der Weise, daß das aus *Oe. Hookeri sulfurea* stammende Allel benachteiligt ist und der diesem entsprechende Phänotyp seltener vorkommt als erwartet, und dies um so stärker, je enger die Koppelung mit *s* ist. Bei einem Austausch von nahe an 50% ist keine Verschiebung mehr festzustellen. Bei einer Koppelung $s\ +^{ster}/+^s\ ster$ ist also eine Bevorzugung von „Pollensteril" in der F_2 zu erwarten. Diese wurde tatsächlich festgestellt, und zwar in erheblichem Maße. Auch dies zunächst unerklärlich erscheinende Spaltungsverhältnis 2:1 für fertil:steril findet so seine Deutung, wenn man eine Koppelung zwischen diesem Locus und *s* annimmt. Da aber andererseits *sterilis* sicher mit *brevistylis* gekoppelt ist, kann jetzt auch dieses Gen, das bisher nicht lokalisiert werden konnte, weil es in allen Spaltungen scheinbar freie Rekombination zeigte, einem bestimmten Chromosom zugeordnet werden. $+^s$ liegt im Ende 3, das in der vorliegenden Komplexverbindung mit dem Ende 4 verbunden ist. Die mit *s* gekoppelten Loci *brevistylis*, *sterilis* und die oben genannten weiteren Faktoren liegen also alle mit großer Wahrscheinlichkeit im Chromosom 3 · 4. Die Koppelung *br–ster* ist deutlich; ebenso *ster–s* durch die Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz; *br–s* tritt dagegen nicht in Erscheinung. Daraus ergibt sich die Reihenfolge dieser Gene und $br\text{–}ster\text{–}+^s/+^{br}\text{–}+^{ster}\text{–}s$ als Konstitution der F_1. Die übrigen Gene für Blattform, Form der Knospenspitzen, Hypanthiumfärbung, Knospenstreifung, Stengelfarbe und Schlängelung des Stengels, die derselben Koppelungsgruppe angehören, können nicht ohne weiteres lokalisiert werden. Der Grund hierfür ist, daß die meisten dieser Merkmale sicher polymer bedingt sind und oft nicht festgestellt werden kann, welches die dominante und die rezessive Erscheinungsform der in der untersuchten Koppelungsgruppe enthaltenen Allele ist. Dies ist aber notwendig, um festzustellen, ob die Gene, deren Korrelation miteinander verglichen werden soll, in der Koppelungs- oder Abstoßungsphase vorhanden sind, was zur Beurteilung der Korrelationskoeffizienten bekannt sein muß. Über das Maß der Koppelung ist ebenfalls keine Aussage möglich.

Die ganze Koppelungsgruppe enthält 9 Gene. *s* liegt sehr dicht an der Kommissur, *br* muß nahe an einem Chromosomenende lokalisiert sein, was auch

die Erklärung für das 50% crossing-over gibt, das *br* gegenüber allen Komplexen zeigt. Der Faktor für Stengelfärbung *rubricaulis* gehört ebenfalls zur *sulfurea*-Koppelungsgruppe, wie aus der Korrelation mit anderen Anthozyanmerkmalen

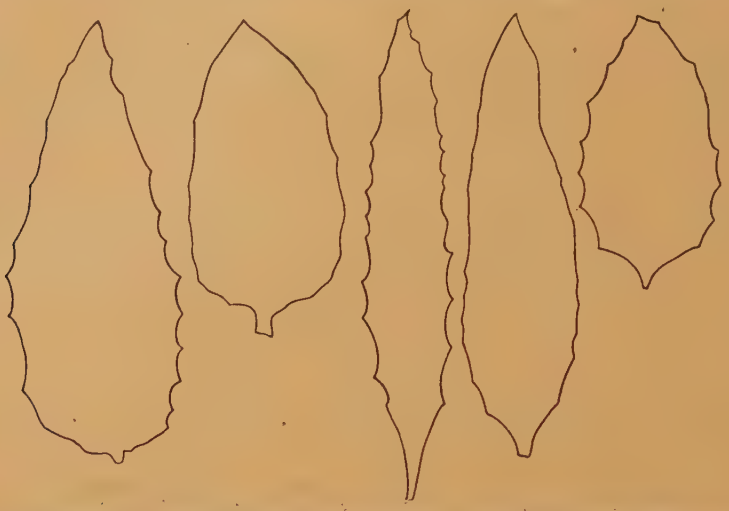


Abb. 5. Unterschiede in Blattform und Blattzähnung. 42/239 *hHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_3. Stengelblätter verschiedener Pflanzen, von gleicher Höhe des Stengels entnommen.

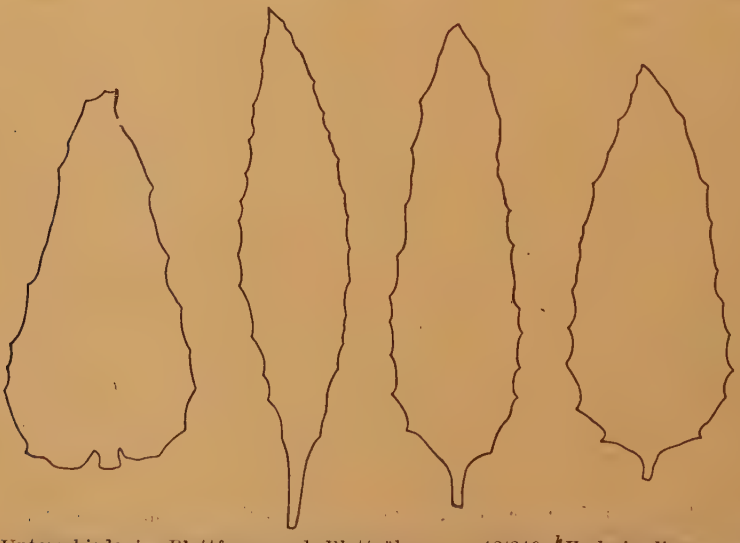


Abb. 6. Unterschiede in Blattform und Blattzähnung. 42/240 *hHookeri sulfurea · velans brevistylis* F_3. Stengelblätter verschiedener Pflanzen, von gleicher Höhe des Stengels entnommen. Die Unterschiede gegenüber Abb. 5 zeigen die Differenzen zwischen verschiedenen F_3-Familien.

folgt. Für die Strecke *s–rub* muß daher auch ein crossing-over angenommen werden, das nicht weit von 50% entfernt ist. Da nun andererseits der Austausch zwischen *br* und *rub* sehr häufig ist, liegen sie sicher an verschiedenen Chromosomenenden, woraus sich ergibt, daß auf jedem Chromosomenschenkel zwischen

Kommissur und Ende ein Austauch von nahezu 50% vorkommt, was eine Chiasmenhäufigkeit von 100% bedeutet. Das genetische Ergebnis bestätigt hier die zytologische Beobachtung, wonach bei *Oenothera* die Enden der Bivalente bei normaler Freilandkultur fast immer durch ein Chiasma verbunden sind, d. h. daß mit ziemlicher Regelmäßigkeit in jedem Chromosomenschenkel mindestens ein Chiasma gebildet wird.

e) Weitere Kreuzungen. 1. F_3-Generationen. Die durch Selbstung gewonnenen Nachkommenschaften der F_2-Pflanzen können zusammen besprochen werden. Aus den Ergebnissen der F_2 erhob sich die Forderung, daß Pflanzen auftreten müssen, die aus crossing-over-Gameten entstanden sind und daher gegenüber der F_2 veränderte Koppelungsverhältnisse zeigen, insbesondere in bezug auf die Merkmale *brevistylis*, Pollensterilität und Blütenfarbe. Die Untersuchung der F_3 bestätigt diese Annahme.

α) 1942/240. Die Pflanze 115 der F_2 *^{h}Hookeri sulfurea · velans brevistylis* (Phänotyp: normale, nicht sichelförmige Blätter von *Hookeri*-Form, schwach roter, gerader Stengel, lange Knospenspitzen, grünes Hypanthium, grüngestreifte Knospen, gelbe Blüten, langer Griffel, fertile Antheren) ergibt eine sehr einheitliche Nachkommenschaft von 179 Pflanzen. Bei allen Pflanzen sind die Stengel rot, Kapseln rotgestreift, Hypanthium grün, Blüte gelb. Eine Spaltung wurde notiert für Knospenfarbe (ganz rot : rot mit schmalen grünen Streifen), Ausbildung des Blattrandes (glatt : gezähnt) und Form der Kelchblattspitzen (lang und dünn : mittellang und dick). Die Variation der Knospenform ist hier bedingt durch die Pleiotropie von *br*. Einzelne der *br*-Pflanzen haben etwas verlängerte Griffel mit verkümmerten Narben, die bei freier Bestäubung und Selbstung gut Samen ansetzen in deformierten Kapseln. Die Auswertung ergab normale Spaltungen für Griffellänge (normal : *brevistylis* = 75 : 19, $P_{3:1} = 0{,}3$—$0{,}2$) und Pollensterilität (normal : steril = 69 : 25, $P = 0{,}8$—$0{,}7$). Die Koppelung zwischen *br* und *ster* ist eindeutig mit 27,3% crossing-over. Mit dem Ausfall der Gonenkonkurrenz zwischen $s/+^s$ in der für $+^s$ homozygoten Ausgangspflanze entfällt auch die Benachteiligung von $+^{ster}$ gegenüber *ster*, so daß jetzt die normalen monohybriden Spaltungsverhältnisse auftreten. Die Konstitution der F_2-Pflanzen war also $+^s$ *ster br*/$+^s$ $+^{ster}$ $+^{br}$, dazu heterozygot für Knospenstreifung und homozygot für grünes Hypanthium und roten Stengel.

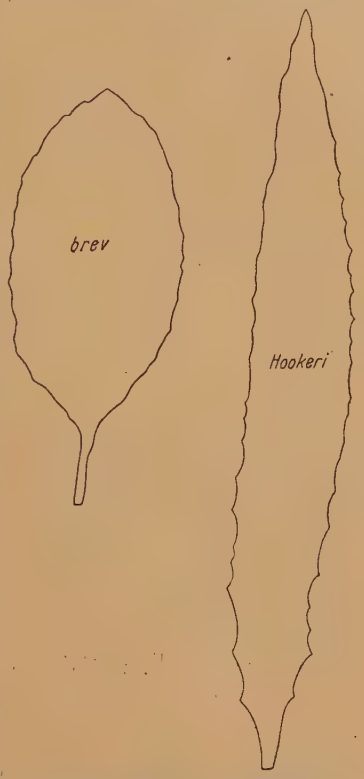


Abb. 7. Laubblätter von *Oe. Hookeri* und *Oe. Lamarckiana brevistylis* zum Vergleich mit Abb. 5 und 6.

β) Die Nachkommenschaft 42/241 aus Pflanze Nr. 116 der F_2 (Phänotyp, normale Blätter von *Hookeri*-Form, grüner, geschlängelter Stengel, rote Knospen, hellrotes Hypanthium, gelbe Blüte, normale Griffel, fertile Antheren) zeigt unter 127 Pflanzen eine Spaltung nach mehreren Anthozyanmerkmalen. Stengel dunkelrot : schwach rot gefärbt, Hypanthium rot : grün, Knospen ganz rot : rot mit schmalen grünen Streifen und grüner Spitze, Kapseln blaßrot gestreift : grün (nur an *br*-Pflanzen); Blütenfarbe gelb : *sulfurea* = 134 : 11, $P < 0{,}01$; Griffellänge normal : *brevistylis* = 111 : 34, $P = 0{,}7$—$0{,}5$; Pollensterilität normal : steril = 110 : 35, $P = 0{,}9$—$0{,}8$. Die Spaltung für steril und *brevistylis* ist normal 3 : 1, bei den *sulfurea* sind die Ausfälle sehr stark. Das crossing-over zwischen *br* und *ster* beträgt 37,7%, also mehr, als aus der F_2 berechnet wurde. Es kann daher angenommen werden, daß auch zwischen den Loci *s* und *ster* der Austausch entsprechend erhöht wurde, wodurch dieser so nahe an 50% herankommt, daß die Koppelung s $+^{ster}$/$+^s$ *ster* sich nicht mehr in einer sichtbaren Benachteiligung von $+^{ster}$ im Pollenschlauch äußert. Damit ist

eine Erklärung für die zunächst nicht erwartete normale Spaltung von *sterilis* bei Vorhandensein von *s* im heterozygoten Zustand gegeben. Die Ausgangspflanze war zudem heterozygot für Stengel- und Hypanthiumfarbe sowie für Knospen- und Kapselstreifung.

γ) Die Pflanzen der Aufzucht 42/238 aus Nr. 120 der F_2 (Phänotyp: normalblättrig. Blätter mittelbreit, Stengel gerade, rot, Knospenspitzen lang-dünn, Knospe rot, Hypanthium dunkelrot, Blüte gelb, Antheren und Griffel normal) s nd verschiedenartig in Wuchshöhe, Blattbreite und Blattform. Die Stengel variieren etwas in der Menge des Anthozyans in der Epidermis, dunkel- oder schwach rote Färbung. Alle Pflanzen sind gelbblütig. Für die Pollensterilität ist die Spaltung normal, 76 fertil: 24 steril ($P = 0{,}9$—$0{,}8$ für 3 : 1), ebenso für *brevistylis*, 82 normal : 18 *brevistylis* ($P = 0{,}2$—$0{,}1$). Die Intensität der Kapselstreifen zeigt eine Aufspaltung in 56 Pflanzen mit dunkelroten Streifen auf den Kapseln: 19 mit blaßroten Streifen. Dies entspricht einer Spaltung 3 : 1 für einen Faktor, der die Intensität der Streifung modifiziert ($P = 0{,}95$—$0{,}90$).

Die Färbung des Hypanthiums spaltet nach 72 dunkelrot : 28 hellrot, $P = 0{,}5$—$0{,}3$ für 3 : 1. Dies bestätigt die Befunde der F , wonach die Hypanthiumfärbung von wenigstens 2 Genpaaren beeinflußt wird, von denen eines die Modifizierung dunkelrot-hellrot bewirkt. mit dunkelrot als dominantem Allel. Über die Wirkung des anderen Genpaares konnte auf Grund der F_2 bereits gesagt werden, daß das rezessive Allel die grüne Färbung des Hypanthiums, d. h. das Fehlen des Anthozyans bewirkt.

Die Koppelung zwischen den Merkmalen *brevistylis* und *sterilis* tritt hier nicht so hervor. wie in der F_2, der crossing-over-Wert ist 46,6 $\pm$ 7,2%. Der mittlere Fehler dieses Wertes ist aber so groß, daß die Übereinstimmung mit den in der F und den anderen F_3 gefundenen Austauschprozenten nicht in Frage gestellt ist. Zwischen *br*, *ster* und den Anthozyanfaktoren findet sich freie Rekombination. Zwischen Kapselstreifung und Hypanthiumfärbung besteht dagegen eine deutliche Korrelation. Die dunkelrote Ausfärbung beider Merkmale tritt bevorzugt zusammen auf, ebenso die blassere Ausbildung. Eine Berechnung des crossing-over ergibt 35,4 $\pm$ 7,2%. Pleiotropie im Sinne einer allgemeinen farbabschwächenden Wirkung eines Alles liegt nicht vor, sondern es muß eine Koppelung zwischen den 2 Loci angenommen werden, die auf Hypanthium- und Kapselfärbung einwirken. Die Hypanthiumfärbung ist sicher von mindestens 2 Genen abhängig, so daß es sich hier nicht entscheiden läßt, ob der Locus für Kapselstreifung ebenfalls zur *s*-Koppelungsgruppe gehört oder zur Ringgruppe, der das 2. Gen für Hypanthiumfärbung zugeordnet wurde. Die F_2-Pflanze war für *ster*, *br*, Stengel-, Hypanthium- und Kapselfärbung heterozygot.

	Hypanthium				P
	dunkelrot		hellrot		
	Kapselstreifen				
	dunkelrot	blaßrot	dunkelrot	blaßrot	
Beobachtet	44	8	12	11	
Erwartung bei freier Spaltung . .	9	3	3	1	$< 0{,}01$
Erwartung bei 36% crossing-over	45	11	11	8	0,7—0,5

Kreuzung	Griffel — Antheren				crossing-over zwischen *br* und *ster*
	normal		*brevistylis*		
	fertil	steril	fertil	steril	%
1942/240	61	14	8	11	27,3
1942/241	89	22	21	13	37,7
1942/238	63	19	13	5	46,6

δ) Die Pflanze 118 der F_2 (Phänotyp, normale Blätter von *Hookeri*-Form, roter gerader Stengel, lange Kelchblattspitzen, dunkelrote Knospen und Hypanthien, gelbe Blüten, Griffel und Antheren normal) zeigt in ihrer Nachkommenschaft 42/239 unter 59 Pflanzen eine Spaltung nach sehr vielen Merkmalen. Die Blattform ist *Hookeri*- oder *velutina*-ähnlich

(38 : 21). 42 Pflanzen haben gezähnten Blattrand, 8 nur schwach angedeutete Blattzähnchen, 9 glattrandige Blätter. Anthozyanmerkmale: Stengel dunkelrot : schwach rot gefärbt = 29 : 30; Hypanthium rot : hellrot : grün = 27 : 15 : 17; Knospen rot : grüngestreift = 36 : 23. Alle Spaltungen weichen von einer unifaktoriellen Erwartung ab, was die aus der F_2 und den anderen F_3-Aufzuchten gezogenen Schlüsse über die polymere Bedingtheit dieser Merkmale bestätigt. Weitere Spaltungen: Griffelform 51 normal: 8 *br* ($P = 0{,}05$ bis 0,02 für 3 : 1), Antheren fertil : steril = 47 : 12 ($P = 0{,}5$—0,3 für 3 : 1), Blütenfarbe gelb : *sulfurea* = 54 : 5 ($P_{3:1} < 0{,}01$). Für *s*, *br* und *ster* ergeben sich bei den Rezessiven Ausfälle, die zum Teil zwar gering sind, aber doch vermuten lassen, daß hier der Koppelungsfall vorliegt, wodurch zusammen mit *s* auch die Allele *br* und *ster* im Pollenschlauch benachteiligt sind. Die Rekombination zwischen den 3 Merkmalen zeigt die Koppelung nicht deutlich wegen der sehr geringen Individuenzahlen. Die Hypanthiumfärbung ist unabhängig von *br* und *ster*, zeigt aber eine schwache Korrelation mit der Blütenfarbe und eine deutliche mit der Knospenstreifung. Die Ausgangspflanze war also heterozygot für den Locus *tub* der *s*-Koppelungsgruppe. Die Merkmale *sulfurea*, grünes Hypanthium und gestreifte Knospen treten zusammen auf. Die Beziehungen zur Stengelfarbe sind nicht so deutlich. Hier sind nur die Kombinationen schwach rote Stengel + rote Knospen und *Hookeri*-Blattform bevorzugt. Glatter Blattrand kommt meist zusammen mit *velutina*-ähnlichen Blättern vor.

Soweit es sich um die *s*-Koppelungsgruppe handelt, kann die genetische Konstitution der Ausgangspflanze aus diesen Daten bestimmt werden. Die Allele *s*, *br*, *ster*, *rub*, $+^{tub}$, *str* gehen zusammen. Die Zygote ist also entstanden aus Austauschgameten. In beiden war das crossing-over so vor sich gegangen, daß die Loci *br*, *ster*, und *rub* bzw. $+^{br}$ $+^{ster}$ $+^{rub}$ zusammenblieben und mit den Allelen für Blüten-, Knospen- und Hypanthiumfarbe des antagonistischen Komplexes verbunden wurden. Die Zusammensetzung ist also:

$$\frac{br\ ster\ rub\ s\ +^{tub}\ str_s}{+^{br}\ +^{ster}\ +^{rub}\ +^{s}\ +^{tub}\ str_v}.$$

Auf Grund der Ergebnisse der F_2 wurde angenommen, daß die Loci *rubric·ulis* und *brevistylis* an verschiedenen Enden des Chromosoms liegen, es müssen also in jedem Fall 2 Austauschvorgänge stattgefunden haben, wodurch einerseits *br ster*, andererseits *rub* von *s* getrennt wurden.

ε) Als Ergänzung sei noch eine F_3 erwähnt (42/242), bei der alle Pflanzen *sulfurea*-blütig waren, mit grünem Hypanthium, dazu Stengel und Kapselstreifen dunkelrot, Knospen mittelstark grüngestreift. Diese Merkmale können also homozygotisch vorkommen, da hier keine Aufspaltung eintrat. Die Ausgangspflanze war Nr. 117 der F_1, vom Phänotyp schmale, normale Blätter (*Hookeri*-Form), roter, gerader Stengel, lange Kelchblattspitze, grünes Hypanthium, grüngestreifte Knospen, *sulfurea*-Blüten, normale Griffel und Antheren.

2. Rückkreuzungen. Um die Herkunft und das Vorkommen des neu gefundenen Allels *sterilis* festzustellen, wurden einige Kreuzungen von pollensterilen Pflanzen mit verschiedenen anderen Formen vorgenommen. Die Kreuzungen mit *Oe. Hookeri*, *Oe. Lamarckiana* Renner, *Oe. Lamarckiana* de Vries und *Oe. Lamarckiana brevistylis* Jena ergeben nur fertile Pflanzen. Aus der Kreuzung mit *Oe. Lamarckiana brevistylis* Freiburg gingen 48 Pflanzen hervor, die alle pollensteril waren, davon 25 normalgriffelig und 23 *brevistylis*. Das Allel *ster* ist also nicht allgemein in den verschiedenen Rassen von *Oe. Lamarckiana* vorhanden, sondern nur in der Freiburger Linie von *Oe. Lamarckiana brevistylis*. Da diese aber ursprünglich aus dem gleichen Material stammt wie die Linie Jena, muß das abweichende Allel hier durch Mutation aus dem normalen neu entstanden sein.

Phänotypisch sehen die *sterilis*-Pflanzen den aus *str gosa*-Kreuzungen bekannten *fr/fr*-Homozygoten sehr ähnlich, makroskopisch sind die leeren Antheren beider nicht zu unterscheiden. Dies legt die Vermutung nahe, daß es sich in beiden Fällen um das gleiche Gen handelt, um so mehr, als beide eine Koppelung mit *s* zeigten. Die Kreuzung der Pollensterilen mit *Oe. strigosa* ergab aber nur fertile Pflanzen. Nun ist es äußerst unwahrscheinlich, daß an einem Locus 2 Allele vorhanden sein sollten, die homozygotisch den gleichen Phänotyp hervorrufen, aber in Kombination miteinander normale Pflanzen ergeben. Es ist also gesichert, daß es sich um 2 verschiedene Gene handelt. Zur weiteren Analyse wurde eine Pflanze dieser F_1 *Oe. (hHookeri · velans sterilis × strigosa)* geselbstet. Sie hatte die

Konfiguration 4 4 2 2 2, besaß also die Endenanordnung von *hHookeri · stringens*. Da die Ausgangspflanze einer F_2 entnommen war, enthält die Eizelle, aus der der Bastard entstanden ist, keinen reinen *hHookeri*-Komplex mehr, sondern ein Gemisch aus Genen der beiden Komplexe *hHookeri sulfurea* und *velans*. Sogar die Chromosomen 5 · 6, 7 · 8, die mit *stringens* den 2. Viererring bilden und dem *Hookeri*-Anteil des Bastards entstammen, können nur mit einem gewissen Vorbehalt als *Hookeri*-Chromosomen angesprochen werden, da auch sie durch crossing-over *velans*-Anteile aufgenommen haben können. Die Bezeichnung *hHookeri* bezieht sich daher nur auf die Anordnung der Chromosomenenden, nicht auf ihren Gengehalt. Es ist zunächst zu erwarten, daß in dieser Komplexkombination die gleichen Störungen auftreten, wie sie in *hHookeri stringens* beobachtet wurden. Die F_2, die durch Selbstung gewonnen wurde, ergab 10,7% taube Samen unter 150. Gepflanzt wurden 95 Pflanzen, zur Blüte kamen 63, 22 waren Knirpse und gingen als kleine Rosetten ein. Für den Faktor $kr/+^{kr}$ ergibt sich also eine klare 3 : 1-Spaltung. Die geselbstete Pflanze erwies sich als für $s/+^{s}$ heterozygot, die Spaltung nach gelb 46 : *sulfurea* 17 weicht aber von dem in der Vergleichskreuzung *hHookeri sulfurea · stringens* auftretenden Verhältnis ab und kommt einer Erwartung 3 : 1 sehr nahe ($P = 0{,}8$—$0{,}7$). Die Häufigkeit der Pollensterilen ist dagegen sehr viel größer (34 fertil : 29 steril). Zu erwarten sind hierfür 3 verschiedene Genotypen, nämlich $+^{ster}$ *fr*/$+^{ster}$ *fr* (*stringens*-Homozygote), *ster* $+^{fr}$/*ster* $+^{fr}$ (*sterilis*-Homozygote) und *ster fr*/*ster fr*, die Doppelt-Rezessiven. Irgendwelche Erwartungszahlen können nicht angegeben werden, weil beide Loci mit *s* gekoppelt sind und die genauen crossing-over-Werte nicht bekannt sind. Außerdem muß mit der Wirkung von Gonenkonkurrenzfaktoren in Pollenschlauch und Embryosack gerechnet werden, deren Ausmaß sich ebenfalls nicht abschätzen läßt. Die *fr*/*fr*-Homozygoten werden auf Grund der Ergebnisse von *hHookeri sulfurea · stringens* nur in geringer Häufigkeit erwartet, die auftretenden Pollensterilen werden daher meistens *sterilis* sein. Konfigurationsbestimmungen, die einen Vergleich mit den anderen Ergebnissen ermöglichen würden, liegen nicht vor; das fixierte Material wurde durch einen Luftangriff vernichtet.

Eine Spaltung nach Anthozyanfaktoren wurde nicht näher ausgewertet, weil die Herkunft der Allele, ob aus *hHookeri* oder *velans*, nicht bekannt ist und so doch keine weiteren Schlüsse gezogen werden können. Stengel rot : grün, Stengelspitze rot überlaufen : grün, Kapsel dunkelrot gestreift : blaßrot gestreift : grün (11 : 23 : 28), Hypanthium dunkelrot : hellrot : grün (19 : 26 : 18). Die Intensität der Knospenfärbung zeigt eine reiche Variabilität, die sich auf die Stärke der Färbung, die Deutlichkeit und Breite der grünen Streifen an den Rändern der Kelchblätter und die Größe der grünen Flecken an der Spitze und Basis der Kelchblätter erstreckt. Die *sulfurea*-Pflanzen haben im allgemeinen breitere, deutlich scharf begrenzte grüne Streifen und größere grüne Flecken an der Spitze der Knospen.

f) Zusammenfassung. Die Analyse der Spaltungen der Komplexkombination *hHookeri sulfurea · velans brevistylis* ergibt, daß hier mehrere deutlich zu kennzeichnende Koppelungsgruppen vorhanden sind.

1. Die *s–br*-Gruppe. Diese umfaßt Loci für Blütenfarbe, Griffelform, Pollensterilität, Farbe von Stengel, Knospen, Hypanthium, Schlängelung des Stengels, Form der Kelchblattspitzen und Blattform. *hHookeri P, s, str*$_s$, $+^{br}$, $+^{ster}$, $+^{serp}$, $+^{tub}$, *rub*, $+^{Acro}$; *velans P*, $+^{s}$, *str*$_v$, *br*, *ster*, *serp*, *tub*, $+^{rub}$, *Acro*.

2. Die Ringgruppe mit dem Translokationspunkt, dem Letalfaktor von *velans* und einem Gen für die Modifikation der Färbung im Hypanthium, *Cerasina*. Der Letalfaktor zeigt eine fast absolute Koppelung mit dem Translokationspunkt und das Gen für Hypanthiumfärbung ein nicht sehr hohes crossing-over mit beiden.

3. Die Gruppe, in der der Faktor für Sichelblättrigkeit *(falcifolia)* liegt. Diese ist bestimmt unabhängig von den ersten beiden Koppelungsgruppen, da sonst dort starke Ausfälle der mit *fal* gekoppelten Merkmale festzustellen sein müßten.

Die beiden ersten Gruppen konnten bestimmten Chromosomen zugeordnet werden, die 3. Gruppe dem Chromosom 3 · 4, die 2. Gruppe den Ringchromosomen 5 · 6 · 7 · 8. Für den Sichelblattfaktor kann keine bestimmte Lage angegeben werden, nur können die bereits genannten Chromosomen ausgeschlossen werden, ebenso das Chromosom 1 · 2, da dies in *Oe. Lamarckiana brevistylis* als Bivalent vorhanden ist und ein dort lokalisiertes Gen innerhalb der Art frei spalten müßte. Es bleiben daher für *fal* die Chromosomenenden 9 bis 14 übrig.

Aus der F_3 kann geschlossen werden, daß wenigstens für die Ausfärbung von Kapselstreifen und Hypanthium Modifikatoren wirksam sind, durch die die Intensität der Färbung beeinflußt wird. Für $s/+^s$ macht sich die Pollenschlauchkonkurrenz stark bemerkbar. In der F_2 und mehreren F_3-Familien tritt diese Erscheinung im selben Ausmaß auf, mit $P = 0{,}7—0{,}5$ sind die 3 Werte homogen.

Wegen des Fehlens der Rückkreuzungen der F_1 mit den Elternformen können Aussagen über die Dominanzverhältnisse nur in wenigen Fällen gemacht werden.

Ein neu auftretendes rezessives Allel *sterilis* für Pollensterilität wurde festgestellt, das nur im Komplex *velans* der *Oe. Lamarckiana brevistylis* Freiburg vorkommt und nicht mit dem bereits bekannten Allel *fr* aus *stringens* identisch ist. Auffallend ist, daß in der Ursprungsform keine Pollensterilen auftreten, auch nicht unter den *brevistylis*, sondern daß dieses eindeutig mit *br* gekoppelte Allel erst nach Kreuzung mit einem anderen Komplex herausspaltet.

IX. ʰHookeri · gaudens.

a) Die Spaltungen in der F_2. Für die Untersuchung dieser Komplexkombination, die die Konfiguration 10 2 2 besitzt, standen folgende Aufzuchten zur Verfügung:

Nr.	Kreuzung	Kreuzungstyp	Aufzuchtjahr
1943/128	*Oe. (Hookeri* × *Lamarckiana* de Vries*) ʰHookeri · gaudens*, normale Pflanze/selbst	F_2	1944
1943/130	*Oe. ʰHookeri · gaudens* F_1, Pflanze mit gespaltenem Hauptsproß/selbst	F_2	1944
1943/132	*Oe. (ʰHookeri · velans* F_1 × *Lamarckiana* de Vries*) laeta*, Pflanze mit gespaltenem Hauptsproß/selbst	F_2	1944

In der Kreuzung *Oe. Hookeri* × *Lamarckiana* de Vries traten unter mehreren 100 F_1-Pflanzen neben normalen *laeta* einige auf, die einen gespaltenen Gipfel hatten, wie dies bereits aus *flavens · gaudens* bekannt ist. Einige Pflanzen zeigten die Spaltung ziemlich früh in der Höhe der ersten Blüten und spalteten den einen oder beide Äste gegen Ende der Blütezeit nochmals. Eine normale und eine doppeltgespaltene Pflanze wurden geselbstet. Die Nachkommenschaft sollte *ʰHookeri · ʰHookeri* und *ʰHookeri · gaudens* ergeben. Sie besteht vorwiegend aus *Hookeri*-ähnlichen Pflanzen, die aber meist kräftiger wachsen als reine *Oe. Hookeri* und einen ungeteilten normalen Hauptsproß haben. Es zeigt sich eine Spaltung nach vielen Merkmalen, so Blattform, glatte oder etwas gewellte Blattspreite, Blattbreite, Blattrandzähnung, Behaarung, Intensität der Knospenfärbung und Stengelfarbe, die nicht auszählbar ist, da alle Übergänge zwischen den Extremen vorhanden sind. Manche Knospen sind in ihrer ganzen Ausdehnung rot gefärbt, einschließlich der Kelchblattzipfel, andere haben nur grüne Spitzen, oder an der Spitze der Knospen sind grüne Flecken vorhanden, die außerdem auch an der Basis auftreten können. Die Grenzen

zwischen den verschieden stark gefärbten Bezirken können sehr scharf sein oder einen verwaschenen Eindruck machen, wobei dann die Ränder der Kelchblätter heller gefärbt sind als die Mitte, ohne eine deutliche Grenze zu bilden. Unter den 258 Pflanzen sind kaum zwei, die in allen Merkmalen gleich sind. Eine reine *Oe. Hookeri* trat nicht auf. Dies deutet darauf hin, daß zwischen ^{h}*Hookeri* und *gaudens* in der F viele Gene ausgetauscht werden und beweist weiter, daß alle diese Merkmale polymer bedingt sind. Eine unifaktorielle Vererbung müßte klare Unterschiede ergeben, keine fließenden Übergänge.

Die wenigen *laeta* sind ziemlich einheitlich, eine Spaltung nach Blattgestalt und Anthozyanmerkmalen ist aber ebenfalls vorhanden und nicht auszählbar.

Die normale F -Pflanze ergab 89 ^{h}*Hookeri* · ^{h}*Hookeri* mit normalem Gipfel und eine *laeta*, dazu 3 sehr schmalblättrige Pflanzen, vielleicht chromosomale Abweicher, die aber wegen zu geringer Blütenbildung nicht zytologisch untersucht werden konnten. Die Nachkommenschaft der „gespaltenen" F_1-Pflanzen bestand aus 151 normalen ^{h}*Hookeri* · ^{h}*Hookeri* und 14 *laeta*, von denen 5 einen gespaltenen Hauptsproß besaßen. Diese Zusammensetzung der F beweist, daß die F_1-Pflanze für *dichotoma* heterozygot war. Die Dominanz des Allels hat sich in der F_2 nicht erhalten, sondern hier verhält es sich, wenigstens in einem Teil der Pflanzen, wieder rezessiv. Die Nachkommenschaften der „gespaltenen" *laeta* werden weiter geprüft.

Eine *laeta* der Rückkreuzung *Oe.* ^{h}*Hookeri* · *velans* × *Lamarckiana* DE VRIES zeigte einen gespaltenen Gipfel trotz Heterozygotie. Die Selbstung ergab 79 normale Pflanzen. Das Fehlen der „Gespaltenen" beweist, daß das Allel sich wieder rezessiv verhält und in den Heterozygoten nicht in Erscheinung tritt. Die Rezessivhomozygoten sind zugleich *gaudens* · *gaudens* und fallen letal aus.

b) Zusammenfassung. Zwischen den Komplexen ^{h}*Hookeri* und *gaudens* werden eine Reihe von Genen ausgetauscht, die alle auf quantitative Merkmale einwirken und deshalb nicht einzeln analysiert werden können. Ein Teil der auftretenden Spaltung beruht auf freier Rekombination zwischen den beiden Bivalenten und den Restkomplexen (10-Ring), während für eine größere Anzahl von Genen crossing-over gegenüber den Komplexen angenommen werden muß. Das Gen *dichotoma* zeigt den bereits bekannten Dominanzwechsel. Der Locus ist mit den Komplexen, d. h. mit let_{gaud} gekoppelt. Für seine Lokalisation können daher die Chromosomen 1 · 2 und 5 · 6, die *gaudens* mit ^{h}*Hookeri* gemeinsam hat, ausgeschlossen werden.

D. Diskussion der Ergebnisse.

I. Einführung.

Im Vorhergehenden wurde eine Darstellung der Spaltungen einiger *Oenotheren*-Bastarde gegeben. Diese ausführliche Besprechung war notwendig, weil die Untersuchung von anderen Voraussetzungen ausging, als sie bisher der *Oenotheren*-Forschung zugrunde gelegen haben. Es wurde meist als feststehend betrachtet, daß die Komplexe von *Oenothera* konstant sind, und die Verhältnisse der spaltenden Bastarde wurden immer von diesem Standpunkt der Komplextheorie aus interpretiert. Aus dieser folgte, daß Spaltungen einzelner Gene nur in Ausnahmefällen feststellbar seien, da sie immer durch die Komplexspaltung überdeckt würden. Weiter wurde es als gesichert angesehen, daß die Befunde über das crossing-over bei *Oenothera* von RENNER, OEHLKERS, SHULL u. a. allgemein zutreffend seien, nämlich daß ein Austausch von Allelen zwischen den Komplexen nur für wenige Gene möglich ist, und dann entweder äußerst selten oder mit einer Häufigkeit von nahezu 50% auftritt. Jedes Auftreten einer Spaltung in der Nachkommenschaft von Bastarden wurde fast als Ausnahme betrachtet, die besonderer Beachtung wert sei.

In der vorliegenden Arbeit wurde bei der Untersuchung der spaltenden *Oenotheren*-Bastarde ein grundsätzlich anderer Weg eingeschlagen. Es wurde versucht, sie unter den gleichen Gesichtspunkten wie andere polyhybride Rassen- und Artbastarde zu betrachten. Wegen der vielfachen entwicklungsgeschichtlichen Störungen, mit denen bei *Oenothera* gerechnet werden muß (Gonen- und Pollenschlauchkonkurrenz, Letalfaktoren) können nicht in allen Fällen dieselben Methoden angewandt werden, wie sie sonst bei Bastardnachkommenschaften üblich sind. Die Verfahren mußten teilweise abgeändert oder auch ganz neu ausgearbeitet werden, wie für die Untersuchung der Koppelungen und der Polymerie (Harte 1948).

Bei der Vielfalt der möglichen Störungen der Spaltung und den Unterschieden im Störungsgrad bei den verschiedenen Komplexkombinationen kann nicht erwartet werden, daß die Ergebnisse mehrerer Untersuchungsreihen vollständig miteinander übereinstimmen. Die Nachkommenschaften weichen in manchen Einzelheiten voneinander ab. Es war daher notwendig, eine größere Anzahl von verschiedenen Kreuzungen zu bearbeiten, um die Zufälligkeiten einer einzelnen Beobachtung auszuschalten und dadurch eine Übersicht über die vorliegenden Verhältnisse zu gewinnen. In der folgenden Diskussion der Ergebnisse sollen die einzelnen Beobachtungen zusammengefaßt werden, um dadurch zu zeigen, daß die Ergebnisse an den verschiedenen untersuchten Bastarden zur Deckung zu bringen sind, so daß danach eine neue Beurteilung der Vererbungsweise bei Oenothera möglich ist und auch an Hand dieses Materials auf allgemeinere genetische Fragen eingegangen werden kann.

Die Gesichtspunkte, unter denen die Ergebnisse zusammengefaßt werden sollen, ergeben sich aus dem Material. Die Grundlage bildet eine genetische Analyse der *Oenotheren*-Bastarde, die von der Betrachtung der einzelnen Merkmale und die sie bedingenden Gene ausgeht, zu den Koppelungsgruppen führt und dann die faktorielle Konstitution der Komplexe darlegt.

Zunächst sind es fast immer die gleichen Merkmale, für die eine Spaltung eintritt, so daß aus der Kombination der Ergebnisse verschiedener Kreuzungen weitere Einsichten in die Vererbungsweise der betreffenden Eigenschaften gewonnen werden können. Vor allem kann hierdurch die Frage nach der Anzahl der an der Ausgestaltung eines Merkmals beteiligten Gene genauer beantwortet werden, besonders bei den Färbungsmerkmalen. In vielen Fällen ist hiermit die Entscheidung über Polymerie und multiple Allelie verbunden, z. B. bei der Knospenstreifung. Die Zuweisung eines Allels zu einem bestimmten Komplex ist in einigen Fällen, in denen die Rückkreuzungen keine genauen Aufschlüsse geben, nur durch den Vergleich mit anderen Kombinationen möglich. Dasselbe gilt für die Koppelungsgruppen, bei denen nur durch Beachtung des Koppelungswechsels in verschiedenen Komplexzusammenstellungen die Lokalisierung auf bestimmte Chromosomen oder Chromosomenenden möglich ist.

Als nächstes schließt sich dann eine Erörterung der Veränderungen an, die die Komplexe als Folge der Bastardierung erfahren können. Hierzu, sowie für eine Reihe weiterer Fragen ergaben sich aus der Betrachtung einer einzelnen Aufzucht nur wenige Hinweise für ihre Beantwortung, während sich durch die Zusammenfassung der verschiedenen Ergebnisse eine Lösung finden läßt oder wenigstens die Stellung des Problems deutlicher wird. Dies gilt vor allem für das crossing-over und den Dominanzwechsel. Endlich ist ein Vergleich der Befunde an *Oenothera* mit denjenigen an anderen Objekten nur möglich auf Grund eines reichhaltigen Materials, wie es erst durch die Zusammenfassung

vieler Einzelbefunde erhalten wird. Die Ergebnisse sollen daher im folgenden zusammengefaßt und nach verschiedenen Gesichtspunkten besprochen werden, um aus den empirischen, zunächst unzusammenhängenden Daten einige Erkenntnisse für die *Oenotheren*-Forschung und die allgemeine Genetik zu gewinnen.

II. Genetische Analyse der Oenotheren-Komplexe.

a) Merkmale und Gene. Als erstes ist eine Zusammenstellung der Merkmale für die eine Spaltung beobachtet wurde, und eine Beschreibung ihrer Variabilität notwendig, um die faktoriellen Grundlagen klarzustellen, was auf Grund einer einzelnen Kreuzung oft nicht mit Sicherheit geschehen konnte. Für jede Eigenschaft wird die Mindestzahl der auf sie einwirkenden Gene angegeben, sowie deren Bezeichnung, wenn die betreffenden Gene soweit erfaßt werden konnten, daß eine Benennung möglich ist. Angeschlossen ist ein alphabetisches Verzeichnis der beschriebenen Gene und ihrer Allele, aus dem die Dominanzverhältnisse und die Wirkung auf den Phänotypus nochmals zu ersehen sind. Aufgenommen sind außerdem Angaben darüber, von welchen Autoren die betreffenden Gene zuerst beschrieben oder benannt wurden (Tabelle 2). In den anschließenden Abschnitten wird dann die Verteilung der Gene auf die Koppelungsgruppen und die Zugehörigkeit der Allele zu bestimmten Komplexen besprochen und in Tabelle 3 dargestellt.

1. Anthozyanmerkmale. Stengeltupfen (Punctata), benannt von RENNER 1917. Die Tupfung von Stengel und Knospen wird durch rote Flecken an den Haarbasen hervorgerufen und beruht auf der Wirkung des Allels *P*. $+^P$ bedingt homozygot das Fehlen des Anthozyans, die $+^P/+^P$-Pflanzen sind an allen Teilen grün. Das Vorhandensein von anderen auf die Anthozyanbildung einwirkenden Genen ist auf den Phänotyp dieser Individuen ohne Wirkung, weil ihnen die Fähigkeit, den Farbstoff zu bilden, vollständig abgeht. *P* ist also ein Grundfaktor für die Anthozyanbildung, die Stengeltupfung ist nur eine Nebenwirkung. Die folgende Darstellung der Anthozyanbildung in einzelnen Pflanzenteilen kann sich daher nur auf die getupften P/P- und $P/+^P$- Pflanzen beziehen. Die Spaltung und unifaktorielle Bedingtheit des Merkmals wurde bereits vielfach untersucht (unter anderem RENNER 1917, 1925; OEHLKERS 1926).

Färbung der Rosettenblätter (erubescens). Unterschiede in der Anthozyanbildung in den Rosettenblättern wurden nur unter den Nachkommen von *flavens* · *hHookeri* festgestellt. Diese Färbung ist nicht zu verwechseln mit der bei *Oenothera* vielfach vorkommenden Anthozyanbildung in den Rosettenblättern bei Kälte und Nährstoffmangel. Erbliche Bedingtheit der Unterschiede kann angenommen werden mit Dominanz von „Grün" ($+^{eru}$) aus *flavens* über „rotwerdend" *(eru)* aus *hHookeri*. Ob dieses Gen mit dem von SHULL festgestellten *rubrifolia*, dessen Spaltung in seinen *Oe. Lamarckiana*-Kreuzungen auftritt, identisch ist, kann durch den Mangel an Vergleichsmaterial nicht entschieden werden (SHULL 1932, zit. nach CLELAND und BRITTINGHAM 1934) (1 Gen).

Blattrandfärbung (limbata). Die rote Ränderung des Blattes wird durch bereits bekannte, aber bisher noch nicht benannte, rezessive Faktoren aus *Oe. Hookeri* und *franciscana* bedingt, die nicht mit *M* aus *curvans* identisch sind (RENNER 1925). In Kreuzungen mit *Oe. franciscana* ist die Färbung blasser. Es konnte nicht festgestellt werden, ob die Differenzen auf der Wirkung der Modifikatoren beruhen, die in *hfranciscana* die allgemein blassere Ausbildung des Anthozyans bewirken, oder ob verschiedene Allele vorliegen. Die Ränderung ist an jungen Rosetten deutlich, verschwindet aber, sobald die Pflanzen schießen, und ist nur ausnahmsweise am Gipfel älterer Pflanzen ausgebildet (mindestens 1 Gen).

Stengelspitze (rutila [HARTE 1942], *rubella).* Aus dem normalen Bastard *flavens · stringens* ist ein *stringens*-Allel *ru* bekannt, das rezessiv rot überlaufene Stengelspitzen bedingt. Ein auf das gleiche Merkmal einwirkendes Gen *rubella* wurde in *flavens · hHookeri* nachgewiesen. Die Spaltungszahlen in verschiedenen anderen Kombinationen und die Koppelungsverhältnisse weisen auf das Vorhandensein von weiteren Färbungsgenen hin, die verschiedene Dominanzverhältnisse besitzen. Hierfür spricht vor allem das Auftreten von Mittelformen mit nur schwacher Ausprägung der Färbung der Stengelspitze, die in *flavens · stringens* nicht vorkamen, wohl aber unter den Nachkommen von *flavens-deprimens · stringens.*

In *flavens · velans* sind die Pflanzen mit rot überlaufenen Stengelspitzen sehr selten, in Rückkreuzungen mit *Oe. Lamarckiana* spalten die *velutina* nach diesem Merkmal, so daß *velans* das rezessive Rot-Allel enthalten muß. Die F_1 *velans · stringens* besitzt rot überlaufene Stengelspitzen. Eine F_2, an der festgestellt werden könnte, ob beide Komplexe die gleichen Allele enthalten, oder ob das Merkmal hier bifaktoriell bedingt ist und in der Nachkommenschaft auch Grünstengelige auftreten, liegt nicht vor (mindestens 2 Gene).

Stengelfärbung (*rubricaulis, virescens* u. a.). Für die Färbung der Stengelepidermis lassen sich mehrere Intensitätsstufen unterscheiden. Bei *Oe. Hookeri* sind die Stengel sehr dunkel (rotbraun), bei *Oe. franciscana* etwas blasser, aber doch ganz rot, bei *Oe. Hookeri sulfurea* ist die Stengelfarbe grün mit schwachem, aber deutlichem roten Anflug, viel heller als bei der gelbblütigen *Oe. Hookeri.* Die übrigen Komplexe bedingen grüne Stengelepidermis. Die Ausbildung der roten Farbe ist sehr variabel und hängt unter anderem von der Besonnung der Pflanzenteile ab. EMERSON untersuchte dieses Merkmal bereits am Bastard *Oe. franciscana* × *grandiflora* und konnte nachweisen, daß die Unterschiede dort wahrscheinlich durch ein Gen bedingt sind (EMERSON 1929). Die Spaltungszahlen in den hier vorliegenden Kreuzungen beweisen dagegen überall polymere Vererbung. Vor allem die Beobachtung, daß die *Oe. Hookeri sulfurea* blasser gefärbte Stengel hat als die normale *Oe. Hookeri,* bedeutet, daß in *hHookeri* mehrere Rotstengelfaktoren vorhanden sind, von denen der Grundfaktor bei der Entstehung der *Oe. Hookeri sulfurea* gegen „grün" aus *albicans* durch crossing-over ausgetauscht wurde, gleichzeitig mit der Auswechselung von $+^s$ gegen *s,* so daß nur noch die schwächer wirkenden, zusätzlichen Faktoren vorhanden sind.

In *Oe. franciscana* sind entweder eine geringere Anzahl oder schwächer wirkende Rotfaktoren vorhanden als in *Oe. Hookeri,* oder die Stengelfarbe ist hier, ebenso wie die übrigen Anthozyanmerkmale, durch die Wirkung von Modifikatoren abgeschwächt. Nachgewiesen wurde ein Grün-Allel *vir* in der *Co*-Gruppe. *velans* enthält Grün-Allele für alle Stengelfarbgene, ebenso *stringens.* Die wechselnde Häufigkeit der rotstengeligen Formen in den Nachkommenschaften der verschiedenen Komplexkombinationen braucht nicht auf Differenzen in der genetischen Konstitution für die Stengelfärbung zu beruhen, sondern kann auf die in den einzelnen Kreuzungen verschieden wirkenden Gonenkonkurrenzfaktoren zurückzuführen sein. Die Deutung der Intensitätsschwankungen der Stengelfärbung als polymere Spaltung wird noch gestützt durch das Ergebnis der F_2 von *hHookeri · gaudens,* in der unter den *Hookeri*-ähnlichen Pflanzen mehrerer Abstufungen der Stengelfärbung vorhanden sind, während bei Verschiedenheit in nur einem Gen neben dunkelrot und grün keine weiteren Formen auftreten dürften, denn die F_1 weist Dominanz von „Grün" auf, so daß die Deutung der Blasseren als Heterozygoten nicht möglich ist. Diese müssen einzelne der in der dunkelroten *Oe. Hookeri* enthaltenen Allele gegen die „Grün"-Allele aus *gaudens* ausgetauscht haben. Das Auftreten von in der F_3 rot-konstanten Pflanzen, während die untersuchten Grünstengeligen sich als Heterozygoten erweisen, und zwar in verschiedenem Maße, wie sich aus den wechselnden Zahlenverhältnissen in den F_3-Nachkommenschaften ergibt, deutet auf Dominanz von Grün in allen beteiligten Genen (mindestens 2 Gene).

Knospenfarbe (striata, eluta, unicolor). In genetisch einheitlichen Aufzuchten, etwa den reinen Arten, den F_1-Kombinationen, den nicht-spaltenden F_3-Generationen usw. zeigen alle Pflanzen genau die gleiche Ausbildung der Knospenstreifung fast ohne Unterschied zwischen den einzelnen Individuen und mit nur geringer Variabilität zwischen den Knospen einer Pflanze. Bei Spaltung nach der Knospenfarbe variiert diese in allen Nachkommenschaften von größerer

Individuenzahl sehr stark. Meist sind alle Abstufungen von dunkelrot mit sehr schmalen blasseren Streifen an der Grenze der Kelchblätter bis zu ganz grünen Knospen mit von *P* verursachten, nur kleinen, roten Tupfen an den Haarbasen vorhanden. Diese Formen sind während der ganzen Blütezeit deutlich unterscheidbar. Die große Anzahl der auftretenden Typen beweist, daß polymere Spaltung vorliegt.

Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß an einem im Chromosomenende 3 gelegenen, mit *P* sehr eng gekoppelten Locus *striata* mehrere Allele vorhanden sind. Nachgewiesen wurden: str_H in *hHookeri* (breite rote Streifen an den Knospen), str_v in *velans* (breite dunkelrote Streifen mit schmalen grünen Rändern), str_s in *hHookeri sulfurea* (rot mit breiten grünen Streifen an den Kelchblatträndern), $+^{str}$ in *flavens* (grüne Knospen). Das letztere Allel ist dominant über alle anderen, mit Ausnahme von str_v, mit dem intermediäre Vererbung vorliegt. Eine Sonderstellung nimmt str_{st} aus *stringens* ein, das „neutral" ist und die anderen, das gleiche Merkmal beeinflussenden Gene zur Auswirkung kommen läßt, ohne selbst sichtbaren Einfluß zu haben. Je nach den auftretenden Spaltungen der übrigen Farbgene haben die Homozygoten str_{st}/str_{st} bald diffusrote, bald grüne Knospen. Hierdurch wird auch erklärt, warum bisher für *stringens* einmal Allele für rote Knospen (OEHLKERS 1923), ein anderes Mal solche für grüne Knospen (RENNER 1942) angegeben werden. Ob es sich bei den *str*-Allelen wirklich um verschiedene Einheiten handelt oder ob hier mehrere sehr eng gekoppelte Loci vorhanden sind, kann am vorliegenden Material nicht entschieden werden. Durch das Auftreten von einzelnen Abweichern in Kreuzungen mit *Oe. Hookeri sulfurea*, die als Austauschindividuen gedeutet wurden, läßt sich die letztere Möglichkeit jedenfalls nicht ausschließen. Auch die Differenz zwischen *Oe. Hookeri* gelbblütig und *Oe. Hookeri sulfurea* in bezug auf die Knospenfarbe kann kaum anders gedeutet werden als durch das Vorliegen von zwei sehr eng gekoppelten Genen, die bei der Bildung der *sulfurea*-blütigen Abart aus *albicans* · *hHookeri* getrennt wurden, so daß diese jetzt einen „Rot"-Anteil von *hHookeri* mit einem „Grün"-Anteil von *albicans* vereint enthält.

Für die anderen, auf die Knospenfärbung einwirkenden Gene läßt sich nur sagen, daß diese sich auf verschiedene Weise ausprägen. Sie beeinflussen die Deutlichkeit der Streifung (scharf abgegrenzte grüne und rote Streifen oder verwaschene Grenzen, *eluta* = ausgewaschen) und die Ausdehnung der gefärbten Bezirke an den Knospen (Färbung der ganzen Knospe oder ungefärbte Stellen an Basis und Spitze, *unicolor* = einfarbig) (mindestens 3, vielleicht 4 Gene).

In bezug auf die Hauptgene für die Knospenfärbung ergibt sich also eine gute Übereinstimmung mit den Befunden von EMERSON, der die Einwirkung von 2 Genen annahm, bei denen in einem Fall das Grün-Allel dominant ist über rot (*Green = striata*), während im anderen gefleckt über rot dominiert (*splashed = unicolor*) (EMERSON 1931). Scheckung als Folge eines Positionseffektes, wie sie von CATCHESIDE (1947) beschrieben wurde, trat nicht auf.

Hypanthium (tubocolorata, Cerasina). Auch für das Hypanthium bestehen mehrere Möglichkeiten der Ausfärbung, von dunkelrot bis grün, mit den Zwischenstufen hellrot (in verschiedener Intensität) und grün, rot gesprenkelt. Die letzteren, die in Kreuzungen mit *stringens* und *velans* auftreten, werden beim Verblühen rot und unterscheiden sich dadurch von den rein grünen Formen, die aus Bastarden mit *flavens*, *gaudens* und *hHookeri-sulfurea* herausspalten. Die Vielfalt der Typen in F_2 und Rückkreuzungen der Bastarde

deutet auf polygene Bedingtheit des Merkmals. *hHookeri* und *hfranciscana* enthalten rezessive Rot-Allele. Beide Komplexe können aber nicht in allen Genen für die Hypanthiumfärbung übereinstimmen, wie sich aus den sehr unterschiedlichen Spaltungszahlen in den Nachkommenschaften der beiden Komplexe in Kombination mit *flavens* ergibt. Diese werden nur verständlich unter der Annahme, daß *hfranciscana, flavens, velans, gaudens* und *hHookeri sulfurea* Grün-Allele enthalten an Stelle einiger Rot-Allele von *hHookeri*, aber in verschiedener Anzahl. Neben dem hauptsächlich auf die Hypanthiumfärbung einwirkenden Gen *tubocolorata* sind Modifikatoren vorhanden. In einem von ihnen muß das Allel, das dunkelrote Ausfärbung bedingt, dominant sein *(Cerasina)*. Sowohl die Pflanzen mit rotem wie die mit grünem Hypanthium können homozygot oder heterozygot sein. Die F_1 besitzt immer grüne Hypanthien, wenn ein „grün"-tragender Komplex an der Kreuzung beteiligt ist. In den Hauptgenen muß daher überall Grün dominant sein.

Der Locus *tubocolorata* enthält mehrere Allele: tub_H bedingt rezessiv rote Färbung und stammt aus *hHookeri*; tub_m *(maculata)* aus *stringens*; $+^{tub}$ grün, dominant, aus *flavens*, *hHookeri sulfurea* und *gaudens*. Die Rotfärbung des Hypanthiums in der Mutante *rubricalyx* ist intermediär gegenüber grün (Shull 1923). Es besteht eine deutliche Koppelung zwischen diesem Gen und *s*, wodurch wahrscheinlich gemacht wird, daß das in dieser Mutante enthaltene Allel tub_r *(rubra)* ein gegenüber $+^{tub}$ intermediäres Rot-Glied der *tub*-Reihe darstellt, ähnlich wie dies auch in der *str*-Reihe nachgewiesen wurde.

In *hHookeri sulfurea · velans brevistylis* ist in den Chromosomenenden 5 · 8 ein weiteres Gen *Cerasina* vorhanden, dessen dominantes Allel *Cer* rote Hypanthiumfärbung bedingt. Das Allel $+^{tub}$ ist epistatisch über dieses Gen, das sich an den Pflanzen mit grünem Hypanthium ($+^{tub}/..$) nicht auswirken kann. Ein weiterer nicht benannter Modifikator der Färbung konnte ebenfalls als unifaktoriell spaltend festgestellt werden (F_3 von *hHookeri · velans br*). Es wirken also mindestens 3 Gene, wahrscheinlich noch mehr, auf die Hypanthiumfärbung ein.

Kapselstreifung (*erythrocarpa*; *rubrivittata*; *striatocarpa* u. a.). Die Spaltungsverhältnisse lassen sich nirgends als unifaktorielle Spaltung interpretieren. Bei den auf die Kapselstreifung einwirkenden Genen ist in fast allen Fällen das Rot-Allel rezessiv. Die Färbung ist meist an ganz jungen Kapseln nicht ausgeprägt, wird aber beim Fortschreiten der Entwicklung deutlicher und bleibt längere Zeit erhalten. Bei der Reife verschwinden die Streifen wieder. Die Intensität der Färbung ist sehr variabel, von ganz dunkelroten bis zu sehr blassen, nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium deutlich sichtbaren Streifen. An allen Kapseln einer Pflanze ist die Ausbildung des Merkmals die gleiche, ebenso bei den einzelnen Pflanzen einer nicht-spaltenden Aufzucht, wie sie in einigen F_3-Generationen vorliegen. *flavens* enthält ein dominantes Grün-Allel, das über alle übrigen, auf die Kapselstreifung einwirkenden Faktoren epistatisch ist und durch seine Anwesenheit die Ausbildung der roten Streifung, auch wenn hierfür andere Loci homozygot vorhanden sind, verhindert ($+^{vit}$). Die übrigen Komplexe stimmen in den Allelen sowie in den Streifungsfaktoren nicht überein, weil alle Kombinationen, mit Ausnahme von *hfranciscana · hHookeri*, grüne Kapseln in der F_1 haben und in der F_2 und den Rückkreuzungen nach grün : gestreift spalten. *flavens* enthält einen in diesem Komplex normalerweise durch $+^{vit}$ unterdrückten Streifungsfaktor *erythrocarpa*. In den beiden *hHookeri · stringens*-Kombinationen wurde außerdem noch ein Gen *striatocarpa* nachgewiesen. Die Pflanzen der F_2 mit rotgestreiften Kapseln können in der F_3 wieder Grüne abspalten. Unter den Modifikatoren der Streifung kommen solche vor, bei denen nicht-rot rezessiv gegenüber roten Streifen ist und andere, bei denen dunkelrot über blaßrot dominiert (mindestens 3 Gene).

Farbton (*diluta* u. a.). Die blasse Färbung des Anthozyans, wie sie bei *Oe. franciscana* ausgebildet ist, ist rezessiv gegenüber dunkelrot. Die Anlage hierfür ist in allen anderen Komplexen enthalten, auch wenn, wie in *flavens*, durch die Anwesenheit von $+^P$ überhaupt kein Anthozyan gebildet werden kann. Die Abschwächung der Färbung wird durch mehrere Gene verursacht, wie die Seltenheit der blaßgefärbten Pflanzen in der F_2 beweist. An allen diesen Loci muß das dominante Allel „dunkelrot" bewirken. Die dominanten Allele der verschiedenen Gene aus *hHookeri* wirken in der Verbindung mit *hfranciscana* komplementär und lassen so Zwischenfarben auftreten. Die *flavens*-Allele sind dagegen epistatisch über die *franciscana*-Abschwächer, wodurch nur die mehrfach Rezessiven die charakteristische blasse Färbung zeigen und Zwischenformen fehlen (mindestens 2 Gene).

2. *Wuchsfaktoren.* α) *Allgemeine Gestaltungsmerkmale. Knirps (kr).* Die Spaltung des Knirpsfaktors $kr/+^{kr}$ ist überall dort, wo sie bisher in *stringens*-Kreuzungen beobachtet wurde, unifaktoriell bedingt mit Rezessivität des abweichenden Allels. Die hier untersuchten Kreuzungen geben keine neuen Ergebnisse (vgl. OEHLKERS 1926) (1 Gene).

Zwerg (nana). Die in *flavens*-Kreuzungen auftretenden Zwerge sind, wie schon OEHLKERS nachwies, durch ein rezessives Allel aus *flavens* bedingt (OEHLKERS 1926). Die Spaltung ist nur in *flavens* · *stringens* auszählbar, in den übrigen Kreuzungen werden die Verhältnisse verdeckt durch das Auftreten von niederwüchsigen Pflanzen anderer genetischer Konstitution, die von den Zwergen nur schwer zu unterscheiden sind. In Rückkreuzungen mit *flavens*, in denen die Anlagen für niedrigen Wuchs aus den verschiedenen Komplexen durch die dominanten Hochwuchsallele von *flavens* verdeckt werden, tritt die 1 : 1-Spaltung dagegen mit ziemlicher Deutlichkeit hervor. Die Kreuzung *Oe.* (*suaveolens sulfurea* × *franciscana sulfurea dwarf* EMERSON) ergab nur hochwüchsige Pflanzen in der F_1*. Der Zwergwuchsfaktor aus *flavens* und *d* aus *Oe. franciscana sulfurea* sind also nicht identisch, was nach der verschiedenartigen Wuchsform der Homozygot-Rezessiven auch zu vermuten war. Die *flavens*-Zwerge sind stark buschig und steif aufrecht, die *d*/*d*-Homozygoten aus *Oe. franciscana* dagegen fast ohne Seitenzweige, wenig standfest und daher oft niederliegend. Die Benennung *d* für den Zwergwuchsfaktor wurde von OEHLKERS (1926) übernommen unter Vorbehalt der Nachprüfung der Identität beider Loci. Nachdem diese nun ergeben hat, daß verschiedene Faktoren vorliegen, muß das Allel aus *flavens* neu benannt werden, gewählt wurde *nana* (nach RENNER 1942), Symbol *na* für das rezessive Allel, $+^{na}$ für das dominante, normale Allel (1 Gen).

Wuchshöhe. Auf die Wuchshöhe wirken noch weitere Gene ein. Die untersuchten F_1-Kombinationen sind durchweg hochwüchsig mit sehr geringer Variabilität unter Geschwisterpflanzen. Die Allele für niedrigen Wuchs, deren Vorhandensein sich durch das Auftreten der entsprechenden Formen in den Nachkommenschaften erweist, müssen demnach alle oder vorwiegend rezessiv sein. *flavens* und *stringens* stimmen in den Wuchsfaktoren überein, außer für *na*. In den Kombinationen dieser Komplexe mit ^{h}*Hookeri* treten zahlreiche Pflanzen auf, in der Höhe etwa den Zwergen entsprechend, aber durch ihre andere Verzweigungsart davon abweichend. Diese bilden von ziemlich niederwüchsig bis zu extrem hochwüchsig eine kontinuierliche Reihe, so daß auf das Vorhandensein mehrerer Gene, die vielleicht komplementär wirken, geschlossen werden kann. Die F_2-Pflanzen von *flavens* · *velans* sind im allgemeinen niedriger als in den übrigen Kreuzungen, es sind aber trotzdem ziemliche Differenzen in der Wuchshöhe der einzelnen Pflanzen zu erkennen. Zusammenfassend ergibt sich, daß außer dem bekannten Zwergwuchsallel *na* und den hier nicht bearbeiteten *d* aus *Oe. franciscana sulfurea dwarf* und *n* aus *Oe. Lamarckiana nannella* noch eine ganze Anzahl von anderen Wuchsgenen einwirken. *gauden* enthält Anlagen für extrem hohen Wuchs, *flavens* und *stringens* für hoch, ^{h}*Hookeri*, ^{h}*franciscana* und *velans* für mittelhoch. Die letzteren Komplexe stimmen in ihren Wuchsgenen überein.

In den spaltenden F_2-Generationen greift die Variabilität nach beiden Richtungen, groß wie klein, über die der Elternformen hinweg. Es muß daher angenommen werden, daß die Extremformen durch Neukombination von Wuchsgenen entstehen, was möglich ist, wenn alle beteiligten Komplexe antagonistisch wirkende Allele für hohen und niedrigen Wuchs enthalten. In den reinen Arten bestimmen sie durch ihr Zusammenspiel die Wuchshöhe. Durch die Dominanz der Hochwuchs-bedingenden Allele ist auch die meist auffallende Größe der F_1-Bastarde zu erklären (mindestens 2 Gene).

Verzweigung. In den meisten Aufzuchten, besonders aber bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* und ^{h}*Hookeri* · *stringens*, findet sich eine große Variabilität im Verzweigungstyp. Die Pflanzen können stark buschig verzweigt sein mit sehr vielen Seitenzweigen am Sproß, oder ausschließlich Rosettenzweige bilden in wechselnder Anzahl, zusammen mit einem fast unverzweigten Hauptsproß. Es sind wieder viele Übergänge möglich. Bei der Einheitlichkeit der reinen Arten kann angenommen werden, daß die große Mannigfaltigkeit nicht auf phänotypischer Variation beruht, sondern daß ihr eine Aufspaltung verschiedener Gene zugrunde liegt. Bei großer Anzahl der Rosettenzweige entstehen kräftige Pflanzen mit vielen weit ausladenden Zweigen. Das andere Extrem sind Pflanzen, die neben dem Hauptsproß nur

* Von EMERSON, der diese Kreuzung selbst ausführte, wird nichts über die Wuchshöhe der Bastarde ausgesagt (EMERSON 1931).

wenige (3—5) dünne und kurze Rosettenzweige bilden und so, trotz oft beträchtlicher Höhe des Hauptsprosses, einen schmächtigen Eindruck machen. Da keine dieser Extremformen unter den Arten vorkommen, müssen sie durch Neukombination verschiedener Anlagen entstanden sein. Alle beteiligten Komplexe, insbesondere *hHookeri* und *hfranciscana* auf der einen, *flavens* und *stringens* auf der anderen Seite, müssen also Allele für starke und geringe Verzweigung sowie für Bildung der Seitenzweige aus Sproß und Rosette besitzen, die innerhalb der Komplexe einer Art so ausbalanciert sind, daß eine mittlere Gestaltung entsteht (mindestens 2 Gene).

Gipfelform (deplanata). Die Form des Sproßgipfels wird beeinflußt durch das Gen *deplanata* (Harte 1942). *flavens* enthält als einziger der hier untersuchten Komplexe $+^{de}$, alle anderen besitzen das rezessive Allel. Durch die Koppelung mit *s* wird *de* ebenfalls von der Auswirkung der Pollenschlauchkonkurrenz betroffen. Die Spaltungszahlen werden dadurch stark verschoben im Sinne eines Ausfalls an Spitzgipfligen (2 : 1 bis 1 : 1 in der F_2) . An der unifaktoriellen Bedingtheit des Merkmals sind nirgends Zweifel aufgetreten.

β) Abnorme Bildungen des Hauptsprosses. Verkümmerter Hauptsproß (anomala). Die Verkümmerung der Sproßspitze, die durch ein in *flavens* enthaltenes Allel hervorgerufen wird, wurde bereits von Baerecke erwähnt. Dort wurden aber keine genauen Spaltungszahlen angegeben und über die genetischen Besonderheiten dieses Merkmals nichts ausgesagt. Die Verfasserin identifiziert das Merkmal mit *def* (defekte Blütenblätter und Knospen). In den vorliegenden Untersuchungen wurde eine Spaltung nach diesem Merkmal nicht beobachtet. Beide Anomalien können nicht durch das gleiche Gen bedingt werden, da *def* im Chromosom 11 · 12 liegt (Baerecke 1944), während *ano* im Chromosom 13 · 14 lokalisiert werden konnte.

Die Ausbildung der Verkümmerung ist sehr variabel und zwischen den einzelnen Kreuzungen bestehen große Unterschiede im Auftreten und der Häufigkeit der feststellbaren Typen.

1. Die Verkümmerung tritt normalerweise dort ein, wo am Hauptsproß die ersten Blüten gebildet werden sollten. Einige Internodien sind gestaucht, die Blätter sitzen rosettenförmig zusammen und schließen den Hauptsproß ab.

2. Bevor die Verkümmerung eintritt, können einige Blüten gebildet werden. An der Spitze des Sprosses sitzen dann einige Brakteen gehäuft, oder mit einer scheinbar terminal stehenden Blüte wird das Wachstum abgeschlossen.

3. Das Wachstum kann einige Zeit normal vor sich gehen (20—30 Blüten), dann tritt die Verkümmerung ein unter den gleichen Erscheinungen wie bei Fall 2.

4. Der Hauptproß wächst normal (meist sehr hoch), an Seitensprossen treten die typischen Anomalien auf, vor oder nach Bildung einiger Blüten (wie 1. und 2. für Hauptsproß).

Bei den Pflanzen, die am Hauptsproß Blüten bilden, sind die Brakteen oft sehr breit, herzförmig-stengelumfassend, mit gewellter Lamina. Am Gipfel sind die breiten Brakteen auffallend, die Knospen meist weit überragend, oft gelbgrün gefärbt, während die älteren Brakteen und Blätter dunkelgrün sind. Einzelne Internodien unter den ersten Blüten sind oft gestaucht, so daß dann zwei oder mehrere Brakteen rosettenförmig zusammenstehen. Hierdurch sind auch die Pflanzen, die nicht die typische Anomalie des Hauptsprosses zeigen, deutlich von den Normalen zu unterscheiden.

In den F_2 von *flavens · gaudens* und *flavens · velans* kommt fast nur die typische Ausbildung vor (Fall 1). Unter den weiteren Nachkommen von *flavens · gaudens* finden sich

dagegen sehr viele hohe Pflanzen, bei denen die Verkümmerung erst gegen Ende der Blütezeit eintritt. Aus *flavens* · *hHookeri* entstehen meist hohe, wenig typische Formen (Fall 3), in *flavens* · *hfranciscana* kommen alle Typen vor. In der F_2 von *flavens* · *stringens* fehlen die *anomala*-Pflanzen ganz. In Rückkreuzungen dieses Bastards mit *flavens* wurden sie wegen ihrer Seltenheit bisher für zufällige Abweicher gehalten, erst der Vergleich mit den übrigen *flavens*-Kreuzungen erweist ihre genotypische Bedingtheit. In größeren Aufzuchten der *Oe. suaveolens* (*sulfurea* und gelbblütig) treten einzelne Pflanzen mit verkümmertem Gipfel ebenfalls auf, meist mit sehr vielen Blüten am Hauptsproß (Fall 3). Eine Selektion während zweier Generationen durch Selbstung verkümmerter Pflanzen von *Oe. suaveolens* (gelbblütig) hatte einen negativen Erfolg: die Häufigkeit und Ausprägungsstärke der *anomala*-Typen nahm nicht zu gegenüber der Kontrollreihe aus Selbstung normaler Pflanzen.

In allen Kreuzungen ist auffallend, daß nie eindeutige Spaltungszahlen gefunden werden. Die *anomala*-Pflanzen sind immer in zu geringer Häufigkeit vorhanden, um das Vorliegen einer ungestörten 3 : 1-Spaltung annehmen zu können; in Rückkreuzungen mit *flavens* sind es dagegen zu viele für ein 1 : 1-Verhältnis. Bei Selbstung können sich die Pflanzen mit verkümmertem Gipfel als homo- oder heterozygot erweisen. In den F_1-Aufzuchten ist eine verkümmerte Pflanze bisher noch nicht beobachtet, das Allel *ano* hat sich dort also immer rezessiv verhalten. Pflanzen, die sicher heterozygot waren und trotzdem das Merkmal ausbilden, traten dagegen auf in den Rückkreuzungen von *flavens* · *hfranciscana* mit *hfranciscana* und von *flavens* · *velans* mit *gaudens*. Heterozygote, verkümmerte F_2-Pflanzen, die in der Nachkommenschaft Normale abspalteten, wurden bei *flavens* · *hfranciscana* und *flavens* · *gaudens* festgestellt. Bei Rückkreuzung einer homozygoten verkümmerten Pflanze mit *flavens* blieb das Merkmal konstant. Die zu geringe Anzahl der Verkümmerten in der F_2 kann dadurch erklärt werden, daß die Homozygot-Rezessiven sehr variabel in der Ausbildung des Merkmals sind und die Verkümmerung oft nicht typisch ausgebildet zeigen, so daß nicht alle genotypischen *ano*/*ano*-Pflanzen als solche erkannt werden. Das in der F_1 rezessive Allel kann in F_1R dominant werden, ebenso in F_2 und F_3, wie die spaltenden Nachkommenschaften erweisen.

Die Dominanz des Allels *ano* über $+^{ano}$ gilt immer nur für das Individuum, an dem sie beobachtet wurde, in der Nachkommenschaft einer solchen heterozygoten verkümmerten Pflanze beweist die Überzahl der Normalen, daß das Allel $+^{ano}$ wieder in den meisten Pflanzen dominant ist. Es kann also keine mutative Abänderung eines der beiden Allele vorliegen, sondern es muß nach einer anderen Ursache für den Dominanzwechsel gesucht werden. Diese Erscheinung wurde noch bei einigen anderen Merkmalen beobachtet und soll im Zusammenhang mit diesen besprochen werden (1 Gen).

Geknickter Hauptsproß (geniculata[1]*).* Die Knickung des Hauptsprosses wurde bereits für *flavens* · *stringens* beschrieben und hier auf die Wirkung eines rezessiven Allels *ge* aus *stringens* zurückgeführt (HARTE 1942). In *hHookeri* · *stringens* F_2 treten die anormalen Formen ebenfalls auf, aber ziemlich selten, in *hHookeri sulfurea* · *stringens* F_2 dagegen in zu großer Häufigkeit für eine 3 : 1-Spaltung. Die Rückkreuzung mit stringens ergibt ein Verhältnis von 1 : 1 für normal : geknickt. Die sehr variable phänotypische Manifestation des Merkmals ist bekannt. Die Expressivität wechselt von nur schwacher Knickung des

[1] Das Auftreten dieses Merkmals wurde zuerst von OEHLKERS in nicht veröffentlichten Untersuchungen festgestellt.

jungen Sprosses bis zu bleibenden Verkrümmungen und Verwachsungen. Auch hier findet sich die Erscheinung des Dominanzwechsels. Einzelne Pflanzen der F_1 zeigen die typische Knickung des Hauptsprosses sehr stark ausgeprägt, und in der F_2 treten einzelne Pflanzen auf, die das Merkmal zeigen, bei Selbstung aber nicht konstant sind, sondern in der F_3 wieder das Bild einer angenäherten 3:1-Spaltung mit Rezessivität des Merkmals zeigen. Das in den meisten Fällen rezessive Allel *ge* kann also in einzelnen Individuen, nicht aber in deren Nachkommenschaften, dominant werden (1 Gen).

Gegabelter Hauptsproß (dichotoma). In beiden besprochenen Kreuzungen mit *gaudens* aus *Oe. Lamarckiana* DE VRIES tritt eine Anomalie des Hauptsprosses auf, die mit einer Spaltung des Gipfels beginnt und einer dichotomen Verzweigung ähnelt[1]. Das Auftreten nur in Kreuzungen, die *gaudens* aus *Oe. Lamarckiana* DE VRIES enthalten, und an einigen Pflanzen dieser Art beweist, daß die Gabelung des Hauptsprosses hervorgerufen wird durch eine in diesem Komplex enthaltene Anlage. Wahrscheinlich ist das Merkmal unifaktoriell bedingt.

Abb. 8. *Oe. Lamarckiana* DE VRIES. Pflanze mit dichotom gespaltenem Hauptsproß. Teilung des Maßstabes 10 cm.

Die Mißbildung, die sich an den beiden oder nur an einem der Äste wiederholen kann, erfolgt entweder dicht unter den ersten Blüten oder in der Blütenregion, oft erst gegen Ende der Vegetationsperiode, nachdem der Hauptsproß längere Zeit normal gewachsen ist. Beide Äste sind meist gleich stark, seltener bleibt der eine im Wachstum zurück und ist dann dünner und kürzer als der andere und bildet weniger Blüten. Die Verzweigung geschieht mit Sicherheit nicht durch Bildung einer Achselknospe an einer Braktee an Stelle einer Blüte, sondern muß auf eine Entwicklungsstörung des Vegetationskegels des Hauptsprosses zurückgehen. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung war bisher nicht möglich, weil der Zeitpunkt des ersten Auftretens der Anomalie an einer bestimmten Pflanze nicht erkannt werden kann und so die jüngsten Entwicklungsstadien nur zufällig erfaßt werden können bei der Untersuchung einer sehr großen Menge homozygotischer *dich/dich*-Pflanzen, die bisher nicht vorlag. An der Gabelungsstelle kann beim weiteren Wachstum das Gewebe einreißen.

Das Allel *dichotoma (dich)*, das in *gaudens* vorkommt, ist meist rezessiv gegenüber dem normalen Allel $+^{dich}$ der anderen Komplexe. In einzelnen Pflanzen kann es dagegen dominant werden. Auch hier läßt sich also wieder Dominanzwechsel feststellen. Daß dieser nicht auf einer Mutation des ursprünglich rezessiven oder des dominanten Allels beruht, beweist die gleichartige Spaltung in der Nachkommenschaft von normalen und *dichotoma*-Pflanzen der F_1. Die Heterozygoten, die das Merkmal ausbilden, sind phänotypisch nicht

[1] SHULL erwähnt 1921 eine Mutation „bipartita" aus *Oe. Lamarckiana*, ohne aber eine Abbildung oder Beschreibung zu geben. Die Identität kann daher nicht festgestellt werden.

von den Homozygoten zu unterscheiden, etwa in der Art, daß sie die Spaltung erst sehr spät eintreten ließen. Es liegt keine immer vollständige Dominanz des *flavens*-Allels vor, wodurch sich dieses etwa von $+^{dich}$ aus *hHookeri* unterscheiden würde, wie die F_1 zunächst vermuten ließ. Beide Komplexe enthalten dasselbe normale Allel, das sich in bezug auf Dominanz und Dominanzwechsel gegenüber dem Allel *dich* gleich verhält, unabhängig von seiner Herkunft aus dem einen oder anderen Komplex. Auch an triploider *Oe. Lamarckiana* DE VRIES wurde das Merkmal beobachtet, und zwar an etwa der Hälfte einer größeren Anzahl von Pflanzen[1], nie dagegen an *Oe. Lamarckiana* RENNER aus Jena und deren Bastarden und Nachkommen.

Pflanzen mit dichotom gespaltenem Sproß wurden bereits von RENNER erwähnt, der sie in der F_2 eines spontanen Bastards *rubens · planans (Oe. biennis × nova)* fand, aber über die Feststellung des Auftretens hinaus nicht weiter bearbeitete (RENNER 1940). Wegen der nahen Verwandtschaft von *rubens* und *gaudens* kann angenommen werden, daß hier das Allel *dich* aus *rubens* in den Bastard gelangte. Damit ist das abweichende Allel in beiden Komplexen nachgewiesen, es kann also nicht in *gaudens* von *Oe. Lamarckiana* DE VRIES neu entstanden sein, sondern *gaudens* aus *Oe. Lamarckiana* RENNER muß das Allel *dich* durch Rückmutation oder durch crossing-over gegen das normale Allel aus *velans* verloren haben.

Geschlängelter Stengel (serpentina). In der Nachkommenschaft von *hHookeri · velans brevistylis* fanden sich eine Reihe von Pflanzen mit deutlich geschlängeltem Stengel, der etwa an die *serpentina*-Mutante von *Antirrhinum* erinnerte. Dieses Merkmal wurde noch an keiner anderen Nachkommenschaft beobachtet. Es wird daher angenommen, daß es sich nicht um eine zufällige Erscheinung handelt, sondern daß die besondere Ausbildung des Hauptsprosses durch ein Gen bedingt ist, dessen rezessives Allel *serpentina* homozygot die Anomalie bedingt und aus *velans brevistylis* Freiburg stammt (1 Gen).

3. Blattformfaktoren. Blattbreite (angustifolia, B u. a.). Die Breite der Blätter ist nur in wenigen Kreuzungen konstant. Meist treten alle Formen von sehr breit bis sehr schmal auf, wobei die Extreme äußerst selten sind und durch Mittelformen verbunden werden, bei denen eine Klasseneinteilung wegen der kontinuierlichen Übergänge schwer zu treffen ist. *flavens* enthält außer *B* noch einen Schmalblattfaktor *angustifolia (ang)* im Chromosom 2 · 3, der durch die Untersuchung der Korrelationen mit anderen Merkmalen nachgewiesen wurde und in den Rückkreuzungen infolge der Anwesenheit von *B* nicht zur Auswirkung kommen kann. Die Spaltungszahlen für die Blattbreite weichen in den einzelnen Kreuzungen voneinander ab. Es müssen hier viele Gene einwirken, die eine vollkommen unübersichtliche Spaltung verursachen (mindestens 2 Gene).

Blattform (ovata, linearifolia). Die Blattform zeigt eine große Mannigfaltigkeit in den einzelnen Kreuzungen. An Rosetten ist die Blattspreite allmählich verschmälert oder scharf gegen den Stiel abgesetzt. An ausgewachsenen Pflanzen ist dieses Merkmal nicht mehr deutlich feststellbar. Die breiten Blätter der *flavens*-Kreuzungen haben alle die größte Breite, nahe der Basis und sind dann allmählich zur Spitze hin verschmälert. Die Schmalblättrigen aus *flavens · hHookeri* und *flavens · hfranciscana* haben entweder die gleiche Form, nur daß die Spreite im ganzen schmaler und meist auch kürzer ist, oder das Blatt ist gleichmäßig breit, an Spitze und Basis zugespitzt, hervorgerufen durch *linearifolia* aus *hHookeri*. In Kreuzungen mit *velans* treten außerdem noch typische *velutina*-Formen auf, bei denen das Blatt, bei wechselnder Breite, oval ist, mit der größten Breite in der Mitte der Spreite und allmählicher Verschmälerung nach beiden Enden (*ovata* aus *velans*). Die große Mannigfaltigkeit der Formen, die unübersichtliche Spaltung und der Nachweis von phänotypisch gleichen, genotypisch aber verschiedenen Pflanzen beweisen, daß die Blattgestalt sicher durch mehrere Gene beeinflußt wird (viele, mindestens 2 Gene).

[1] Frl. cand. rer. nat. U. ZENKE danke ich für die Mitteilung dieser Beobachtung.

Blattspitze (*Sp*, *Acutifolia* u. a.). In *flavens* · *velans* F_2 tritt eine Spaltung ein nach spitzen und stumpfen Blättern, die unabhängig von der Form und Breite der Blätter ist, aber nicht ausgewertet wurde. Der Faktor *Sp* aus *flavens*, der von RENNER nachgewiesen wurde, ist wegen seiner engen Koppelung mit beiden Letalfaktoren in fast allen Pflanzen dieser Kreuzung heterozygot vorhanden. Die homozygoten Austauschindividuen $+^{Sp}/+^{Sp}$ müssen viel seltener sein als die zahlreichen beobachteten stumpfblättrigen Pflanzen in dieser Aufzucht. Es muß daher noch die Anwesenheit eines weiteren Gens *Acutifolia* (spitze Blätter) angenommen werden. Das Stumpfblatt-Allel $+^{Ac}$ ist epistatisch über *Sp*, aber rezessiv gegenüber seinem Spitzblatt-Allel *Ac*, wie sich aus der Spitzblättrigkeit der F_1 ergibt. $+^{Ac}$ stammt wahrscheinlich aus *velans*. Auch in *hHookeri* · *velans* F_2 lassen sich die Stumpfblättrigen nachweisen. In *hHookeri sulfurea* · *velans brevistylis* haben fast alle *brevistylis*-Pflanzen abgestumpfte Blätter, hier wirkt sich die Polyphänie des Allels *br* aus und überdeckt die Spaltung der übrigen Faktoren. Auf die Form der Blattspitze wirken also mindestens 3 bisher bekannte Gene ein: *brevistylis*, $+^{Sp}$ und $+^{Ac}$ für stumpfe Blätter; $+^{br}$, *Sp* und *Ac* für spitze Blätter (2 Gene, *br* wird später gezählt).

Blattzähnung (*dentata* u. a.). In den Kreuzungen mit *hHookeri* und *hfranciscana* treten in F_2 und F_1R und F_2R mit diesen Komplexen verschiedene Ausprägungen der Blattzähnung auf, variierend von fast glattrandigen Blättern bis zu sehr deutlich ausgeprägter Zähnung (wie bei *Oe. Hookeri*). Es kann keine unifaktorielle Spaltung vorliegen, sondern es müssen mehrere bis viele Gene vorhanden sein, bei denen das Allel „gezähnt" rezessiv ist, wie das Auftreten einer Spaltung in den Rückkreuzungen mit *hHookeri* erweist, während bei Rückkreuzungen mit *flavens* nur glattrandige Blätter auftreten. Die übrigen Komplexe sind untereinander in ihren Allelen für die Blattzähnung nicht einheitlich. Das Fehlen der hiernach erwarteten Spaltung in *flavens* · *stringens* kann erklärt werden durch die Annahme, daß hier eines der Zähnungsgene in den Ringchromosomen (Enden 5 · 6 · 13 · 14) lokalisiert ist und durch seine Koppelung mit let_{fl} nicht homozygotisch auftreten kann (mehrere, mindestens 2 Gene).

Blattfarbe. In *flavens*-Kreuzungen treten alle Farbschattierungen auf von hell gelblichgrün bis zu dunkel bläulich-grün. Die Einstufung einer bestimmten Pflanze in eine Farbklasse ist aber nicht möglich, nur im Gesamtbild der Aufzucht treten die Unterschiede deutlich hervor, vor allem im Vergleich mit nicht-spaltenden Kreuzungen, bei denen alle Pflanzen gleichmäßig gefärbt sind. Es war bereits früher bekannt, daß aus *flavens*-Kombinationen gelbliche *lutescens* herausspalten. Eine Erklärung für die Spaltung bietet die Annahme, daß in *flavens* mehrere komplementär wirkende Anlagen für geringe Chlorophyllausbildung vorhanden sind, die nach Selbstung der Bastarde herausspalten und je nach der entstehenden Kombination die verschieden starke Färbung bewirken, in der homozygotischen *lutescens* aber gehäuft vorkommen (mindestens 2 Gene).

Brakteenbreite (*angustilobis, latifolia*). In den meisten F_2-Generationen ist eine große Verschiedenheit der Brakteenbreite festzustellen, wie sie für *flavens* · *hfranciscana* beschrieben wurde. Es ergibt sich außer den Extremtypen eine fließende Reihe von Übergangsformen. Bei der geringen Variationsbreite der reinen Arten und der F_1 ist es sicher, daß die Unterschiede genetisch bedingt sind und durch die Wirkung einer Reihe von komplementär wirkenden Faktoren erklärt werden müssen. Eine gewisse Beziehung zur Laubblattbreite ist vorhanden, die sich aber nicht als so eng erweist, daß die Breite der Laubblätter und der Brakteen ausschließlich durch die gleichen Anlagen beeinflußt werden könnte. Es müssen vielmehr besondere Gene für Brakteenbreite vorhanden sein. Die gefundenen Spaltungszahlen und Koppelungsverhältnisse lassen das Vorliegen einer polymeren Spaltung vermuten. Die Annahme ist begründet, daß jeder Komplex mehrere antagonistisch wirkende Anlagen enthält, wie dies auch schon für die Blattbreite festgestellt wurde (mindestens 2 Gene).

Die Gesamtvariabilität der Brakteenform wurde auch von EMERSON an Hand der Nachkommen von *acuens* · *hfranciscana* (*Oe. grandiflora* × *franciscana*) genauer beschrieben und abgebildet, ohne daß auf Einzelheiten der dieser Spaltung zugrunde liegenden Gene eingegangen wird (EMERSON 1929).

Brakteenlänge (*brevicoma, tecta*). An den jungen Infloreszenzen sind die Unterschiede zwischen kaum knospenlangen Brakteen und solchen, die die Knospen weit überragen, sehr deutlich. Übergangsformen treten nicht auf. Es lassen sich mindestens 2 Loci nachweisen, deren Allele das Merkmal beeinflussen. Diese wirken sicher nicht komplementär,

wie das Fehlen von Zwischenformen beweist. Für beide Loci muß *flavens* das rezessive Allel (lang) enthalten (2 Gene).

Gewellte Blätter (undulata u. a.). Gewellte Blätter und Brakteen treten in den Nachkommenschaften fast aller *flavens*-Bastarde mit Ausnahme von *flavens · stringens* auf. Die Wellung der Spreite zeigt sich besonders an den Brakteen und schwächer ausgeprägt auch an den Laubblättern. Die Ausbildung ist ziemlich variabel und an den extrem schmalen Brakteen oft kaum zu erkennen. Das Merkmal ist durch ein rezessives Allel *un* aus *flavens* bedingt. In *Hookeri gaudens* F_2 treten unter den *laeta* ebenfalls Pflanzen mit gewellten Blattspreiten auf, die aber deutlich von denjenigen aus *flavens*-Kreuzungen verschieden sind. Die F_1 *flavens · gaudens* hat glatte Blätter. Beide Komplexe können also nicht die gleichen Anlagen für diese Eigenschaften enthalten. Die Wellung der Blätter in *gaudens*-Kreuzungen muß auf die Wirkung eines anderen Gens zurückgeführt werden (1 Gen, weitere unsicher).

Sichelblättrigkeit (falcifolia)[1]. Das Vorkommen von Pflanzen mit sichelförmigen verkümmerten Blättern in der F_2 von *velans*-Kreuzungen wurde bereits von RENNER beschrieben, sowie von CLELAND und OEHLKERS erwähnt (RENNER 1925, CLELAND und OEHLKERS 1930). Die Ausbildung der Anomalie ist zwischen den einzelnen Pflanzen sehr wechselnd. Eine Klasseneinteilung ist schwierig, weil die Krüppelpflanzen eine kontinuierliche Variantenreihe bilden. Sie wurde im folgenden aber doch der Übersichtlichkeit halber versucht.

1. Alle Rosettenblätter sind sichelförmig, die Pflanzen gehen im Pikierkasten oder kurz nach dem Auspflanzen ein.

2. Rosettenblätter mißbildet, Hauptsproß schießt, verkümmert bald. Durch viele verkrüppelte Seitenzweige niedriger buschiger Wuchs. Alle Blätter stark sichelförmig verkrümmt, keine Blüten, meist eingehend.

3. Weniger extreme Ausbildung der Sichelblättrigkeit, einzelne normale Blätter, auch ganz normale Seitenzweige. Blüten oft mißformt, klein; sehr geringe Fertilität, Samen schlecht keimfähig.

4. Hauptsproß erst nach längerem Wachstum verkümmert, viele normale Seitenzweige neben stark Verkrüppelten, Blätter nicht extrem mißbildet, Blüten normal, Samenansatz besser (Abb. 9).

5. Hauptsproß ganz normal bis auf vereinzelte Sichelblätter. Einige Seitenzweige verkümmert, Blüten und Früchte normal.

Die Sichelform der Blätter entsteht dadurch, daß eine Blatthälfte reduziert wird. Diese mangelhafte Ausbildung kann verschiedene Grade zeigen, die nebeneinander an einer Pflanze vorkommen können. Bei nur geringer Mißformung des Blattes ist lediglich die Symmetrie etwas gestört. Eine Blatthälfte ist dabei kleiner als die andere, die Mittelrippe gekrümmt und die Spitze zur Seite gebogen. Eine Blatthälfte kann schließlich vollkommen verschwinden oder nur noch als schmaler Saum an der Mittelrippe sichtbar sein.

Oft sind die unteren Blätter des Hauptsprosses oder eines Seitenzweiges normal, zur Spitze hin werden die Blätter immer stärker verkümmert. Zusammen mit der Mißbildung der Laubblätter und Brakteen kommt es oft zu einer Verkleinerung der Blütenblätter, die Defekte aufweisen können, die aber keine Ähnlichkeit mit *cruciata*- oder *lutescens*-Defekten haben. Die Kronblätter sind dann meist sehr dünn, durchsichtig und fast farblos. Bei freier Bestäubung werden nur wenige Kapseln ausgebildet, bei Selbstung fast kein Samenansatz.

[1] Über die Vererbungsweise dieses Merkmals stellte OEHLKERS bereits ausführliche, nicht veröffentlichte Untersuchungen an.

Die Anlage für Sichelblättrigkeit muß aus *velans* stammen. In der F_2 von *h Hookeri · velans* aus *Oe. Lamarckiana* DE VRIES kommen keine Sichelblättrigen vor, auch nicht in der Rückkreuzung mit *velans*. Unter den Nachkommen von *flavens · velans*, deren F_1 mit *Oe. Lamarckiana* RENNER hergestellt war, tritt eine Spaltung ein, ebenso aus *h Hookeri sulfurea · velans brevistylis*. Die F_1 ist in allen Fällen normalblättrig, auch an anderen *velans*-Bastarden wurden bis jetzt keine Abweichungen der F_1 festgestellt. Nur die Kombination *albicans · velans* aus der Kreuzung *Oe. biennis* × *Lamarckiana* RENNER ergab eine Anzahl sichelblättriger Abweicher mit mittelstarker Ausbildung des Merkmals (normaler Hauptsproß mit vereinzelten Sichelblättern, stark verkrüppelte Seitenzweige neben normalen, Fall 4—5). In den meisten Fällen muß also Dominanz der normalen Anlage angenommen werden. Die Rückkreuzung von *flavens · velans* mit *velans* aus *Oe. Lamarckiana* RENNER ergibt keine sichelblättrigen Pflanzen. In der F_2 treten sie dagegen in der Überzahl auf, was in der Rückkreuzung mit *flavens* noch auffälliger wird (3:1 für sichelblättrig: normal), während bei Dominanz der normalen Anlage, die aus *flavens* in die Kreuzung gebracht werden sollte, nur normale Pflanzen zu erwarten wären. Extrem verkümmerte Pflanzen fehlen hier, die Sichelblättrigen sind meist vom Typ 3 und 4. Bei Selbstung erwiesen sich die sichelblättrigen Pflanzen der verschiedenen Kreuzungen, die zur Blüte kamen und Samen ergaben, als heterozygot. In der F_3 spalteten sie normale Pflanzen ab neben Sichelblättrigen in verschiedenen Verhältnissen. Normale F_2-Pflanzen können in der F_3 ebenfalls aufspalten. Der schon mehrfach erwähnte Dominanzwechsel tritt auch hier wieder auf. Über den Genotyp der extrem stark verkrüppelten Pflanzen, die im Rosettenstadium eingehen oder keine Blüten bilden oder keine keimfähigen Samen ergeben, können naturgemäß keine Aussagen gemacht werden, doch ist nach den genannten Beobachtungen zu vermuten, daß unter ihnen die Homozygoten zu finden sind.

Abb. 9. Habitusbild einer sichelblättrigen Kümmerpflanze mit mittelstarker Ausprägung. Aus 42/213 *flavens · velans* × *flavens*. Teilung des Maßstabes 10 cm.

Die Kreuzungsergebnisse zeigen zunächst, daß in *velans* aus *Oe. Lamarckiana* RENNER und *Lamarckiana brevistylis* Freiburg ein Sichelblattfaktor vorhanden ist, der nach Kreuzung herausspalten kann, also in den bearbeiteten Kombinationen unabhängig vom Letalfaktor let_{vel} ist. In der F_1 ist der Sichelblattfaktor rezessiv, während er in der Nachkommenschaft zum Teil dominant ist, zum Teil rezessiv, wie das Vorkommen von heterozygoten Pflanzen unter allen Phänotypen zeigt. Andererseits kann trotz vermuteter Homozygotie, nämlich in der Rückkreuzung mit *velans*, das Merkmal nicht ausgebildet werden. Ein einfacher Vererbungsgang durch ein unifaktoriell spaltendes Gen ist damit ausgeschlossen. Sicher ist, daß die Sichelblättrigkeit durch ein Hauptgen *falcifolia* aus *velans* hervorgerufen wird. Über Dominanz oder Rezessivität dieses Allels kann zunächst nichts ausgesagt werden. Die Komplexe *flavens* und *^{h}Hookeri* müssen an diesem Locus ein „normales" Allel enthalten. Weiter muß der Komplex *velans* aber ein oder mehrere Anlagen enthalten, die zusammen, auch wenn sie heterozygot vorhanden sind, das Auftreten der Sichelblättrigkeit verhindern können, während das Verhalten der Rückkreuzung mit *flavens* nahelegt, daß dieser Komplex Verstärkungsfaktoren enthält, die die Ausbildung der Anomalie begünstigen. Nur so ist das Fehlen der Sichelblättrigen in *velans*-Rückkreuzungen zu erklären. Das abweichende Verhalten der F_2 von *^{h}Hookeri · velans* aus *Oe. Lamarckiana* DE VRIES kann dadurch erklärt werden, daß diese Linie durch Rückmutation oder durch crossing-over gegen *gaudens* den Faktor *fal* verloren hat, oder daß zufällig eine Pflanze für die Versuche benützt wurde, die einen veränderten *velans*-Komplex enthielt und etwa aus einem crossing-over-Pollenkorn mit *velans* $+^{fal}$ entstanden war. Für eine Entscheidung wäre eine weitere Prüfung anderer Bastarde mit *Oe. Lamarckiana* DE VRIES nötig (sicher 1 Gen, dazu mehrere Verhinderer und Verstärker).

4. Blüten- und Knospenmerkmale. Kelchblattspitzen (Sp; Acrosepala; Acuminata). Die Spitze der Kelchblätter kann in verschiedener Weise ausgestaltet sein, wie schon früher festgestellt wurde (RENNER 1917, EMERSON 1929). An *gaudens*-Bastarden sind die Spitzen extrem lang und dünn. Unter den *flavens*- und *stringens*-Nachkommen treten lang-dünne Formen auf (Länge 5—6 mm, Dicke 0,5 mm), bei *Oe. Hookeri* und *franciscana* kommen sehr kurze dicke Spitzen vor (Länge 3 mm, Dicke 0,8 mm). Bei der Kombination von Komplexen dieser Gruppen tritt neben den Elternformen noch eine etwas variierende Mittelform auf, die gegen die Extreme scharf abgesetzt ist und auch in Rückkreuzungen zu finden ist. Es können jedoch noch weitere Typen auftreten, z. B. in *^{h}Hookeri · velans* F_2, wo neben mittellang und kurz noch eine weitere Zwischenform vorhanden ist.

Diese Daten zeigen, daß die Form der Kelchblattspitzen durch mindestens 2 Gene beeinflußt wird. Bisher ist hiervon *Sp* aus *flavens* bekannt, das zugleich auf die Blattform einwirkt. In *flavens*-Kreuzungen führt die Koppelung mit let_{fl} dazu, daß im Zusammentreffen mit einem Komplex, dessen Chromosomenenden $5 \cdot 6$ nicht homozygotisch verwirklicht werden können, keine Spaltung eintritt, wenn dieser Komplex in den übrigen Faktoren für die Form der Kelchblattspitzen mit *flavens* übereinstimmt, wie das bei *stringens* der Fall ist. Bei Heterozygotie auch in einem anderen Gen (z. B. in *flavens · velans*) tritt eine Spaltung auf, die aber durch gelegentlich vorkommende crossing-over-Individuen gestört wird. Bei Homozygotie für *Sp/Sp* oder bei Verhinderung der Spaltung des Gens $Sp/+^{Sp}$, wie dies in *flavens · velans* der Fall ist, verursacht dieses 2. Gen *Acrosepala* die Spaltung lang : mittellang, bei Homozygotie für $+^{Sp}/+^{Sp}$ dagegen die Variation zwischen mittellang und kurz. Es wirkt also als Modifikator. Nähere Angaben über das Zusammenwirken beider Gene lassen sich nicht ohne weiteres machen. Durch die nachgewiesene Koppelung des einen Gens *(Acro)* mit Gonenkonkurrenzfaktoren (*s* und *fr*), des anderen *(Sp)* mit Letalfaktoren werden die Spaltungsverhältnisse derart verschoben, daß aus den gefundenen Anzahlen der Pflanzen in den einzelnen Klassen keine Anhaltspunkte

gewonnen werden können. Die F_1R zeigen, daß in allen beteiligten Genen „kurz" rezessiv ist.

Das Auftreten von sehr wenigen Pflanzen in *hHookeri · velans* F_2, die eine Zwischenform zeigen zwischen mittel und kurz, läßt sich auf zwei Arten erklären. Entweder besteht das Gen *Acro* aus 2 sehr eng gekoppelten Loci, die auf dasselbe Merkmal einwirken und selten getrennt werden können, oder *hHookeri* und *velans* enthalten nicht beide das gleiche Stumpfkelch-Allel von *Sp*, so daß die seltenen Formen der *velans*-Homozygoten Sp_v/Sp_v darstellen, die durch crossing-over gegenüber let_{vel} entstanden sind. In diesem Fall müßten am Locus *Sp* mehrere Allele angenommen werden (*Sp* in *flavens*, Sp_v in *velans*, $+^{Sp}$ in *hHookeri*). Zwischen beiden Möglichkeiten läßt sich noch keine Entscheidung treffen.

Die Spaltungen in den *hHookeri · stringens*-Kombinationen legen die Vermutung nahe, daß die große Seltenheit der stumpf-kelchigen Formen hier dadurch bedingt ist, daß in *stringens* für mehrere Gene dominante „lang"-Allele vorhanden sind, so daß die Mehrfach-Rezessiven mit kurzen Spitzen nur sehr selten auftreten können. Eines dieser Gene konnte nachgewiesen werden *(Acuminata)*. Auch hier lassen sich wegen der vielfachen Störungen der Spaltungen durch Gonenkonkurrenzfaktoren keine genaueren Angaben machen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß auf die Ausgestaltung der Kelchblattspitzen, außer den beiden pleiotrop wirkenden Genen *br* und *ster*, noch mindestens 3 weitere Gene Einfluß haben, die durch ihre besonderen Koppelungsverhältnisse keine klaren Spaltungen ergeben.

Behaarung (trichophora, hirsuta, hispida, sericea). In der Nachkommenschaft von *flavens · hfranciscana* wurden die Unterschiede in der Behaarung der Knospen ausgezählt. Auch in anderen F_2-Aufzuchten ist die Behaarung nicht einheitlich, die Unterschiede sind aber geringer und schwer auszuwerten. Einige Pflanzen traten auf mit fast kahlen Knospen und andere mit extrem dichter Behaarung, die Variabilität ist also größer als die Differenzen zwischen den Elternformen. Es liegt sicher eine Beeinflussung des Merkmals durch mehrere Gene vor, wie auch Emerson an anderen *franciscana*-Kombinationen feststellte (Emerson 1929). Die Rückkreuzung mit *Oe. franciscana* ergab die gleichen Typen, wie sie in der F_2 gefunden wurden, *hfranciscana* muß also für alle oder die meisten der beteiligten Gene rezessiv sein. Nachgewiesen wurden Gene, die auf die Länge der Haare (sehr kurz — lang) und auf die Struktur einwirken (grob-borstig, seidenweich). Dabei ergab sich die Feststellung, daß die Allele eines Komplexes antagonistische Wirkung ausüben. Die Seltenheit der Extremformen ist noch ein weiterer Beweis dafür, daß außer den 4 nachgewiesenen Genen noch andere, die wahrscheinlich komplementär die Dichte der Behaarung beeinflussen und nicht die gleichen Dominanzverhältnisse zeigen, vorhanden sind. In *hHookeri · gaudens* fallen unter den *Hookeri*-ähnlichen Pflanzen größere Unterschiede in der Behaarung auf; auch hier muß eine Differenz der Komplexe in mehreren Loci vorliegen, deren Allele ausgetauscht werden können. Das von Renner festgestellte Behaarungsgen *pillosa* aus *albicans* wurde hier nicht untersucht (Renner 1933) (4 Gene).

Drüsenhaare (Adenocalyx). Die Ausbildung von Drüsenhaaren ist unifaktoriell bedingt und gegenüber ihrem fast vollständigen Fehlen dominant. Diese Feststellung stimmt überein mit den Befunden von Emerson an anderen *franciscana*-Kreuzungen (Emerson 1929). Das Allel *Ade* stammt aus *Oe. franciscana* (1 Gen).

Blütengröße (*Co*, *Suppressor*, *parviflora* u. a.). Die Blütengröße wird durch eine Reihe von Genen beeinflußt, von denen jedoch *Co-co* (klein — großblütig) als „Hauptgen" wirkt. *Su* ist ein Unterdrücker der Kleinblütigkeit. Alle *Su*-Pflanzen haben, unabhängig von ihrer sonstigen Konstitution, große Blüten (Emerson 1932). Nur an den Rezessiven $+^{Su}/+^{Su}$ wird die Spaltung nach *Co/co* sichtbar. Alle durch die Kombination von *Co-Su*-Allelen entstehenden Klassen sind nicht einheitlich, sondern variieren in verschiedenem Ausmaß. Hierdurch entsteht eine kontinuierliche Variabilität der Blütengröße in spaltenden Aufzuchten, die nur unterbrochen wird durch die scharfe Grenze zwischen den extrem Kleinblütigen $+^{Su}\,Co/+^{Su}\,Co$, die nur wenig variabel sind, und den übrigen Größenklassen. Aus diesen Beobachtungen und den stark schwankenden Spaltungszahlen ergibt sich, daß außer den beiden genannten Genen noch andere Faktoren vorhanden sind, die die Blütengröße beeinflussen und als Modifikatoren wirken in der Weise, daß von ihnen die Variabilität innerhalb der Klassen abhängt. Dies sind zum Teil weitere Blütengröße-Gene *(parviflora)*, aber auch pleiotrope Gene wie *s* und *fr*.

Tabelle 2. *Alphabetisches*

Name	Bedeutung	Merkmalsträger	Dominantes Allel	
			Symbol	Phänotyp
Acrosepala	spitzkelchig	Kelchblatt-spitzen	*Acro*	spitze Kelchblätter
acuminata	zugespitzt	Kelchblatt-spitzen	+*acu*	kurz-dicke Kelchblatt-spitzen
Acutifolia	spitzblättrig	Blätter	*Ac*	spitze Blätter
Adenocalyx	drüsenkelchig	Kelchblätter	*Ade*	Drüsenhaare auf den Kelchblättern
angustifolia	schmalblättrig	Blatt	+*ang*	breite Blätter
angustilobis	schmallappig	Brakteen	+*lob*	breite Brakteen
anomala	abweichend	Hauptsproß	+*ano*	normal wachsender Hauptsproß
B.	breitblättrig	Blatt	*B*	breite Blätter
brevicoma	kurzschopfig	Brakteen (am Gipfel)	*bco*	kurze Brakteen
brevistylis	kurzgrifflig	Griffel	+*br*	normaler Griffel
Cerasina	kirschenfarbig	Hypanthium	*Cer*	dunkelrotes Hypanthium
Corolla	Blütenkrone	Kronblätter	*Co*	kleine Blüten
dentata	gezähnt	Blatt	+*den*	schwach oder kaum gezähnte Blätter
deplanata	abgeflacht	Gipfel	+*de*	spitzer Gipfel
dichotoma	gabelig verzweigt	Hauptsproß	+*dich*	normaler Hauptsproß
diluta	abgeschwächt	Farbton des Anthozyans	+*dil*	dunkles Anthozyan
eluta	ausgewaschen	Kelchblatt-streifung	+*elu*	deutliche Kelchblatt-streifung (scharfe Grenze)
erubescens	rot werdend	Rosettenblätter	+*eru*	grüne Rosettenblätter
erythrocarpa	rotfrüchtig	Kapsel	+*ery*	grüne Kapseln
falcifolia	sichelblättrig	Blatt	+*fal*	normale Blätter
fr		Antheren	+*fr*	normale Antheren
geniculata	knieförmig gebogen	Hauptsproß	+*ge*	gerader Hauptsproß
hirsuta	behaart	Knospenhaare	+*hir*	kurzhaarige Knospen
hispida	borstig	Knospenhaare	+*his*	weiche Haare auf den Knospen
„Knirps“	kümmerlicher Wuchs	Wuchsform	+*kr*	normaler Wuchs
latifolia	breitblättrig	Brakteen	+*lat*	schmale Brakteen
limbata	gesäumt, geändert	Rosettenblätter	+*lim*	grüne Rosettenblätter
linearifolia	gleichbreitblättrig	Blatt	+*lin*	Blätter an der Basis breiter als an der Spitze
longistylis	langgrifflig	Griffel	+*lon*	kurzer Griffel (Narben in Antherenhöhe)

Verzeichnis der beschriebenen Gene.

Rezessives Allel		Benannt von	Zuerst beschrieben von
Symbol	Phänotyp		
+*Acro*	stumpfe kurze Kelchblattspitzen	neu benannt	
acu	lang-dünne Kelchblattspitzen	neu benannt	
+*Ac*	stumpfe Blätter	neu benannt	
+*Ade*	fast keine Drüsenhaare	neu benannt	EMERSON 1929
ang	schmale Blätter	neu benannt	
lob	schmale Brakteen	neu benannt	
ano	verkümmerter Hauptsproß	neu benannt	BAERECKE 1944
+*B*	schmale Blätter	RENNER	
+*bco*	lange Brakteen	neu benannt	
br	verkümmerter Griffel	DAVIS	
+*Cer*	nicht-dunkelrotes Hypanthium	neu benannt	
co	große Blüten	RENNER	
den	deutlich gezähnte Blätter	neu benannt	
de	flacher Gipfel	HARTE 1942	
dich	gabelig verzweigter Hauptsproß	neu benannt	RENNER 1940
dil	blasses Anthozyan	neu benannt	
elu	verwaschene Grenzen zwischen den roten und grünen Streifen	neu benannt	
eru	rot werdende Rosettenblätter	neu benannt	
ery	rotgestreifte Kapseln	neu benannt	
fal	sichelförmige asymmetrische Blätter	neu benannt	RENNER
fr	sterile Antheren	OEHLKERS 1926	
ge	knieförmig gebogener Hauptsproß	HARTE 1942	
hir	lange Haare auf den Knospen	neu benannt	
his	borstige Haare	neu benannt	
kr	kümmerlicher Wuchs	OEHLKERS 1926	
lat	breite Brakten	neu benannt	
lim	rotgeränderte Rosettenblätter	neu benannt	
lin	Blätter überall gleichbreit, an Basis und Spitze verschmälert	neu benannt	
lon	Griffel die Antheren weit überragend	neu benannt	

Tabelle 2.

Name	Bedeutung	Merkmalsträger	Dominantes Allel	
			Symbol	Phänotyp
nana	Zwerg	Wuchsform	+ *na*	normaler hoher Wuchs
ovata	eiförmig	Blatt	+ *ov*	Blätter nicht eiförmig
parviflora	kleinblütig	Blüte	+ *par*	große Blüten
Punctata	punktiert	Stengel	*P*	getupfter Stengel
rubella	rötlich	Stengelspitze	+ *ra*	grüne Stengelspitze
rubricaulis	rotstengelig	Stengelepidermis	+ *rub*	grüne Stengelepidermis
rubrivittata	rotgestreift	Kapsel	+ *vit*	grüne Kapseln
rutila	rötlich	Stengelspitze	+ *ru*	grüne Stengelspitze
sericea	seidenhaarig	Knospenhaare	+ *ser*	borstige Kelchbehaarung
serpentina	geschlängelt	Hauptsproß	+ *serp*	gerader Stengel
Sp	spitzblättrig	Blatt	*Sp*	spitze Blätter
sterilis	steril	Antheren	+ *ster*	normale Antheren
striata	gestreift	Knospen	+ *str*	grüne Knospen
striatocarpa	gestreiftfrüchtig	Kapsel	+ *car*	grüne Kapseln
sulfurea	schwefelfarben	Blüte	+ *s*	gelbe Blüte
Suppressor	Unterdrücker	Blütengröße	*Su*	große Blüte
tecta	bedeckt	Brakteenlänge (knospenbedeckend)	+ *tec*	kurze Brakteen
trichophora	behaart	Knospenhaare	+ *tri*	kurze Haare auf den Knospen
tubocolorata	gefärbte Kelchröhre	Hypanthium	+ *tub*	grünes Hypanthium
unicolor	ganz gefärbt, einfarbig	Knospen	+ *uni*	grüngefleckte Knospen
undulata	gewellt	Brakteen (und Blätter)	+ *un*	glatte Blätter und Brakteen
virescens	grün	Stengelepidermis	+ *vir*	rote Stengelepidermis möglich

(Fortsetzung.)

Rezessives Allel		Benannt von	Zuerst beschrieben von
Symbol	Phänotyp		
na	Zwergwuchs	Renner 1942	Oehlkers 1926 (als *dwarf* bezeichnet)
ov	Blätter eiförmig	neu benannt	
par	kleine Blüten	neu benannt	
$+^P$	ungetupfter grüner Stengel (epistatisch über alle Anthozyangene)	Renner 1917	
ra_H	rot überlaufene Stengelspitze	neu benannt	
ra_{st}	rot überlaufene Stengelspitze möglich, durch Modifikatoren veränderlich	neu benannt	
rub	rote Stengelepidermis	neu benannt	
vit	gestreifte Kapseln	neu benannt	
ru	rot überlaufene Stengelspitze	Harte 1942	
ser	seidig-weiche Kelchbehaarung	neu benannt	
serp	geschlängelter Hauptsproß	neu benannt	
$+^{Sp}$	stumpfe Blätter	Renner	
ster	sterile Antheren	neu bekannt	
str_H	rote Knospenstreifen	Renner (Allele neu benannt)	
str_v	rote Knospenstreifen mit schmalen grünen Rändern (intermediär gegen $+^{str}$)		
str_{st}	grüne Knospen, aber rote Färbung durch andere Gene möglich		
car	rotgestreifte Kapseln	neu benannt	
s	schwefelgelbe Blüte	Renner	
$+^{Su}$	kleine Blüte möglich	Emerson und Sturtevant 1932	
tec	lange Brakteen	neu benannt	
tri	lange Haare auf den Knospen	neu benannt	
tub_r	dunkelrotes Hypanthium (intermediär gegen $+^{tub}$)	neu benannt	
tub_H	rotes Hypanthium	neu benannt	
tub_m	grünes, rot gesprenkeltes Hypanthium		
uni	bis zur Spitze gefärbte Knospen	neu benannt	
un	gewellte Brakteen und Blätter	neu benannt	
vir	grüne Stengelepidermis (an rub/rub-Pflanzen blaßrot)	neu benannt	

Die im Verhältnis zu den vielen möglichen Formen wenigen F_3-Aufzuchten lassen erkennen, daß alle Typen homo- und heterozygot sein können und in verschiedenen Verhältnissen aufspalten. In den F_1R und F R treten ebenfalls jeweils mehrere Blütengrößen auf, sämtliche untersuchten Komplexe müssen also rezessive Blütengröße-Allele enthalten, von denen außer *Su* über *Co* keines epistatisch über die anderen Gene ist. Die Komplexe *hHookeri* und *velans* stimmen im wesentlichen in ihren Blütengrößeallelen überein, die F_2 zeigt nur eine geringe Variabilität. *hfranciscana* · *hHookeri* enthalten *co* und $+^{Su}$, *stringens* enthält wahrscheinlich *Co*, außerdem $+^{Su}$, in *flavens* sind die dominanten Allele *Co* und *Su* enthalten. Zusammenfassend ergibt sich, daß die Blütengröße durch 3 Gene bedingt wird *(Co, Su, parv)* und durch eine Reihe von Modifikatoren und pleiotrop wirkenden Genen variiert werden kann (3 Gene).

Griffellänge (longistylis). Die Länge des Griffels kann bei normaler Ausbildung wechseln zwischen kurz (Narben zwischen den Antheren) und lang (die Antheren weit überragend). Die Komplexe *flavens, stringens, hHookeri* und *hfranciscana* verursachen kürzere Griffel als *velans* und *gaudens* und stimmen in ihren Allelen für die Griffellänge im hier untersuchten Locus überein. Die Koppelungsuntersuchung ergab, daß ein Gen *longistylis* für Griffellänge vorhanden ist, *flavens* ist der dominante Elter (kurz, $+^{lon}$), *velans* enthält das rezessive Allel für lange Griffel *(lon)*.

In *flavens* · *gaudens* enthält *flavens* rezessive Allele für kurze Griffel. Die Anlagen für Langgriffligkeit von *velans* und *gaudens* unterscheiden sich voneinander, wie ihre verschiedene Dominanz gegenüber den *flavens*-Allelen beweist. Eine Entscheidung über multiple Allelie oder Polymerie kann auf Grund des vorliegenden Materials nicht getroffen werden.

Die beobachteten Differenzen beruhen tatsächlich auf verschiedener Länge der Griffel und werden nicht durch Unterschiede in der Hypanthiumlänge vorgetäuscht, wie dies von OEHLKERS in *curtans*-Verbindungen festgestellt wurde (OEHLKERS 1921). Für die Hypanthiumlänge ließ sich in keiner der untersuchten Kreuzungen eine Spaltung finden (1 Gen).

Griffelform (brevistylis). Das Merkmal *brevistylis* zeigt unifaktorielle Spaltung in F_2 und F_3. Der Phänotyp der Pflanzen und die Pleiomorphie des Allels *br* wurden bereits mehrfach beschrieben (DE VRIES 1900, RENNER 1917, DAVIS 1918). Einzelne Pflanzen der F_3 zeigten erhöhte Fertilität und setzten in deformierten Kapseln Samen an. Die Griffel sind dabei etwas verlängert, besitzen aber verkümmerte Narben. Dieser Wechsel der Fertilität wurde schon früher von DAVIS beobachtet, der auch Selektionsversuche unternahm, um über die Art der Abänderung, ob Mutation oder phänotypische Variation, Aufschluß zu erhalten (DAVIS 1922). Die fertilen F_3-Pflanzen ergaben nach Selbstung eine wiederum fertile F_4 von allerdings geringer Individuenzahl (1 Gen).

Pollensterilität (fr, sterilis). Pollensterile Pflanzen mit leeren, kollabierten Antheren wurden zum ersten Male von OEHLKERS aus *stringens*-Kreuzungen beschrieben (OEHLKERS 1926). RENNER konstatierte, daß in seinen *hHookeri* · *stringens*-Nachkommenschaften von geringer Individuenzahl die Pollensterilen fehlten, ohne auf die Ursache dieses Ausfalls näher einzugehen (RENNER 1925 und später).

Das die Pollensterilität verursachende Gen *fr* zeigt in *flavens* · *stringens* eine einfache Mendelspaltung. In *flavens-deprimens* · *stringens* F_2 dagegen treten zu viele Pollensterile auf. In *hHookeri* · *stringens* fehlen sie fast vollständig (2 unter 215 Pflanzen). In *hHookeri sulfurea* · *stringens* sind sie etwas häufiger, ohne jedoch das Verhältnis 3 : 1 zu erreichen. Die Untersuchungen dieser zunächst unübersichtlichen Verhältnisse ergibt, daß die Pollensterilität in allen Fällen durch ein rezessives Allel *fr* aus *stringens* bedingt wird, wie schon OEHLKERS festgestellt hatte. Die Unterschiede in den Spaltungen und die nicht erwarteten Ausfälle an Rezessiven sind durch Gonenkonkurrenz zu erklären.

In der Nachkommenschaft von *hHookeri sulfurea* · *velans brevistylis* wurden ebenfalls Pollensterile gefunden. Die Spaltungszahlen deuten auf unifaktorielle Vererbung hin. In einigen Aufzuchten lassen sich Störungen der Spaltung durch Gonenkonkurrenz, die auf der Koppelung mit *s* beruht, feststellen. Die in den beiden Komplexen *stringens* und *velans brevistylis* enthaltenen Sterilitätsgene *fr* und *ster* sind nicht identisch. Homozygot rufen sie jedoch die gleiche phänotypische Wirkung hervor. Die Doppelt-Rezessiven sind phänotypisch nicht von

den *fr*/*fr*- und *ster*/*ster*-Homozygoten zu unterscheiden. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der neuen Pollensterilen, die einen Vergleich mit den früher von Oehlkers (1927) durchgeführten ermöglichen würde und zeigen könnte, ob sich mikroskopische Unterschiede in der Entwicklung finden lassen, ist angefangen. Bei den Konfigurationsbestimmungen wurde festgestellt, daß die Meiosis bis zur Tetradenbildung normal verläuft. Die Degenerationserscheinungen setzen erst auf einem späteren Stadium der Entwicklung ein (2 Gene).

Letalfaktoren. Neue Letalfaktoren wurden nicht festgestellt. Die bekannten let_l, let_{rol} und let_{gaud} zeigten den Ausfall der Homozygoten als taube Samen im erwarteten Ausmaß. Es wurde nachgewiesen, daß in *stringens* keine zygotischen Letalfaktoren vorhanden sind in den Chromosomenenden 1 bis 4 und 7 bis 12. Die *stringens*-Chromosomen 5 · 14 und 6 · 13 können hierauf nicht untersucht werden, weil sie nicht in die Eizelle gelangen, also keine Möglichkeit besteht, sie homozygotisch zu erhalten (3 Gene).

b) Die Koppelungsgruppen und die Lokalisierung der Gene. Auf Grund der Korrelationsuntersuchungen konnten für die einzelnen Komplexkombinationen Koppelungsgruppen aufgestellt werden, die jeweils mehrere Loci umfassen. Es bleibt zu untersuchen, ob die Ergebnisse, die unabhängig voneinander an den verschiedenen Bastardnachkommenschaften gewonnen wurden, sich miteinander decken, d. h. ob die Untersuchungsmethoden derart sind, daß vergleichbare, gesicherte, einander nicht widersprechende Ergebnisse gewonnen werden können. Auf die Fragen der Koppelungsstärke und des crossing-over wird in einem späteren Abschnitt eingegangen werden.

Mit der im folgenden und in Tabelle 3 durchgeführten Numerierung sollen nicht „die Koppelungsgruppen von *Oenothera*" bezeichnet werden. Vielmehr werden hier nur der Übersichtlichkeit halber diejenigen Chromosomenenden unter einer Nummer zusammengefaßt, die im vorliegenden Material durch reziproke Translokationen eine interchromosomale Koppelung zeigen. Hierdurch kann für viele Gene zwar die Lage in einem solchen Chromosomenverband angegeben werden, ohne nähere Bestimmung des Chromosomenendes, in dem sie lokalisiert sind. Die endgültige Bezeichnung der Koppelungsgruppen von *Oenothera* kann sich nur auf die Zuordnung der Loci zu Chromosomenenden stützen, die aber zur Zeit erst für einen kleinen Teil der Gene durchgeführt werden konnte.

1. Chromosomenenden 1 · 2 · 3 · 4. In den Komplexkombinationen *flavens* · *^{h}Hookeri*, *flavens* · *^{h}franciscana*, *flavens* · *velans* und *^{h}Hookeri* · *stringens* (auch *^{h}Hookeri sulfurea* · *stringens*) sind die Chromosomenenden 1—4 zu einem Viererring verbunden. Die dort lokalisierten Gene bilden also zusammen eine Koppelungsgruppe. In *flavens* · *stringens* sind an Stelle des Ringes 2 Bivalente 1 · 4, 2 · 3 vorhanden, in *^{h}Hookeri* · *velans* (normal und *brevistylis-sulfurea*) die Bivalente 1 · 2, 3 · 4. Aus den ersten Bastarden müssen sich also in bezug auf die Ring-Koppelungsgruppe identische Ergebnisse finden, die beiden letztgenannten können dagegen durch die Abweichungen untereinander und von den Ringformen Aufschluß über die genaue Lokalisierung der einzelnen Gene in den Chromosomenenden geben. Ausgangspunkt für die Untersuchung ist die bekannte Lage von *s*–*P* im Chromosomenende 3. Beide Loci zeigen überall die erwartete Korrelation mit der Konfiguration. In allen Bastarden mit dem Chromosomenring 1 · 2 · 3 · 4 läßt sich eine Koppelung von *s*–*P* mit den Loci für die folgenden Merkmale feststellen, soweit in den einzelnen Aufzuchten eine Spaltung eintritt und eine Auswertung möglich ist: Gipfelform (*de*), Form der Kelchblattspitzen (*Acro*), Farbe von Knospen (*str*), Kapselstreifen (*vit*), Hypanthium (*tub*), Stengel (*rub*) und Stengelspitze (*ra*), Blütengröße (*Su*),

Tabelle 3. *Konstitution der Komplexe in bezug auf die All*

\+ = Der Komplex enthält das +-Allel des betreffenden Gens (z. B. $+^P$ in der Spalte *Pu ctat*

Merkmalsträger	Anthozyanmerkmale																Wuchsmerkmale						
	Stengeltupfung	Rosettenfarbe	Blattrand	Stengelspitze		Stengelepidermis		Knospenfarbe			Hypanthium		Kapselstreifung			Farbton	Wuchs		Gipfelform	Hauptsproß			
Gen	*Pun-tata*	*erubescens*	*limbata*	*rutila*	*rubella*	*rubricaulis*	*virescens*	*striata*	*unicolor*	*eluta*	*tubocolorata*	*Cerasina*	*rubrivittata*	*striatocarpa*	*erythrocarpa*	*diluta*	„Knirps"	*nana*	*deplanata*	*anomala*	*geniculata*	*dichotoma*	
Koppelungsgruppe	1	?	?	4	1	1	2	1	2	?	1	2	1	4	3	α ?	3	1	1	2	5	?	
Komplexe																							
hfranciscana	*P*	○	*lim*	○	○	*rub*	*vir*	str_H	*uni*	+	tub_H	○	*vit*	○	○	*dil*	+	+	*de*	+	+	+	
hHookeri	*P*	*eru*	*lim*	+	ra_H	*rub*	+	str_H	*uni*	+	tub_H	○	*vit*	+	+	+	+	+	*de*	+	+	+	
hHookeri sulfurea	*P*	○	○	+	+	+	+	str_s	*uni*	+	+	+	+	+	○	+	+	+	*de*	+	+	+	
flavens	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	○	+	+	*ery*	+	+	*na*	+	*ano*	+	+	
stringens	*P*	○	+	*ru*	ra_{st}	+	○	str_{st}	+	*elu*	tub_m	○	+	*car*	○	+	*kr*	+	*de*	+	*ge*	+	
velans	*P*	○	○	○	○	○	○	str_v	○	○	*tub*	○	○	○	○	+	+	+	*de*	+	+	+	
velans brevistylis	*P*	○	○	○	○	○	○	str_v	○	○	*tub*	*Cer*	○	○	○	+	+	+	*de*	+	+	+	*se*
gaudens (DE VRIES)	+	○	○	○	○	+	○	+	○	○	+	○	○	○	○	○	+	+	*de*	+	+	*dich*	

Zwergwuchs (*na*), Blattform (*lin*), Blattzähnung (*den*), Blattbreite (*ang*), Breite (*lat*) und Länge (*bco*) der Brakteen, Griffellänge (*lon*). In *flavens · gaudens* gehören die Loci *s*, *d*, *de*, *na* und Griffellänge zu einer Koppelungsgruppe, die hier allerdings alle Chromosomen mit Ausnahme der Enden 5 · 6 umfaßt.

Die Loci *str*, *Acro*, *tub*, *rub* und *vit* sind auf Grund der Koppelungen in *hHookeri · velans* auf das Chromosom 3 · 4 festgelegt. Für *str* kann die Lage im Ende 3 sehr nahe an *P* als gesichert gelten. Für *fr*, *na* und *Su*, die in flavens · *stringens* eine Koppelung mit *s* zeigen, kann die Lage im Ende 2 oder 3 sein. Für *Su* und *fr* konnte bereits früher die Lage im Ende 2 wahrscheinlich gemacht werden (HARTE 1942). Für *br*, *ster*, *ov* und *serp* konnte als wahrscheinlichste Lage das Ende 4 angegeben werden. Die übrigen, dem Ring 1 · 2 · 3 · 4 zugewiesenen Loci lassen über die Angabe der Lage in diesen Chromosomenenden hinaus keine genauere Bestimmung zu (Gruppe 1 der Tabelle 3).

2. Chromosomenenden 5 · 6 · 13 · 14. Die 2. Chromosomengruppe, über die genauere Aussagen gemacht werden können, umfaßt die Chromosomenenden 5 · 6 · 13 · 14. In *flavens · stringens* und *hHookeri · stringens* sind diese zu einem Ring verbunden durch die *stringens*-Chromosomen 5 · 14, 6 · 13. In den Kombinationen von *flavens* mit *hHookeri* und *hfranciscana* bilden sie die Bivalente 5 · 6, 13 · 14. In diesen Verbindungen zeigen die Loci *ano* (Verkümmerung), *un* (gewellte Brakteen), *co* (Blütengröße) *uni* (Knospenfarbe) eine Koppelung miteinander. Weitere Loci für Stengelfärbung (*vir*), Brakteenlänge (*tec*) und -breite (*lob*), Behaarung (*trich* und *his*) und Drüsenhaare (*Ade*) wurden auf Grund der Untersuchung an nur einer Bastardkombination hier eingeordnet. Wahr-

die beschriebenen Merkmale.
= Es ist unbekannt, welches Allel dieses Gens im betreffenden Komplex enthalten ist.

Blattmerkmale										Knospenmerkmale							Blütenmerkmale						
latt-reite	Blattspitze (s. auch *Sp.*)	Blattzähnung	Brakteenbreite	Brakteenlänge	Brakteen-wellung	Sichelblatt	Blatt-form	Kelch-blatt-spitzen	Behaarung, Länge	Haarstruktur	Drüsenhaare	Blütenfarbe	Blüten-größe	Griffellänge	Griffelform	Pollensterilität							
angustifolia	*Acutifolia*	*dentata*	*angustilobis*	*latifolia*	*Brevicoma*	*tecta*	*undulata*	*falcifolia*	*linearifolia*	*ovata*	*Sp*	*Acrosepala*	*acuminata*	*trichophora*	*hirsuta*	*hispida*	*sericea*	*Adenocalyx*	*sulfurea*	*Corolla*	*Suppressor*	*parviflora*	*longistylis*	*brevistylis*	*fr*	*sterilis*
1	?	1	2	1	1	2	2	?	1	1	2	1	4	2	4	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1
	ang	*Ac*	*den*	*lob*	*lat*	○	○	+	+	*lin*	+	+	+	+	*tri*	+	*his*	*ser*	*Ade*	+	*co*	+	○	+	+	+	+
	○	*Ac*	*den*	○	○	*Bco*	+	+	+	*lin*	+	+	+	+	○	○	○	○	+	+	*co*	+	○	+	+	+	+
	○	*Ac*	*den*	○	○	○	○	+	+	*lin*	+	+	+	+	○	○	○	○	+	*s*	*co*	+	*par*	+	+	+	+
l	+	*Ac*	+	+	+	+	*tec*	*un*	+	+	+	*Sp*	*Acro*	*acu*	+	*hir*	+	+	+	*s*	*Co*	*Su*	○	+	+	+	+
	○	*Ac*	+	○	○	○	○	+	+	○	+	○	*Acro*	*acu*	○	○	○	○	+	+	*Co*	+	+	+	+	*fr*	+
	○	+	+	○	○	○	○	+	*fal*	+	*ov*	+	+	+	○	○	○	○	+	+	*co*	+	○	*lon*	+	+	+
	○	+	+	○	○	○	○	+	*fal*	+	*ov*	+	+	+	○	○	○	○	+	+	*co*	+	○	○	*br*	+	*ster*
	○	○	+	○	○	○	○	+	+	+	+	*Sp*	○	○	○	○	○	○	+	+	*co*	+	○	○	+	+	+

scheinlich, aber nicht gesichert, ist die Zuweisung von *dil* (Farbton). Die ganze Koppelungsgruppe ist in den genannten Bastarden unabhängig von let_{fl}–*Sp*, deren Lage in 5 · 6 bekannt ist. In *flavens* · *stringens* zeigen die Loci *ano* und *un* eine eindeutige, sehr enge Koppelung mit let_{fl}. Eine Spaltung nach der Knospenfarbe tritt hier nicht auf, die Untersuchung der Blütengröße ergab unübersichtliche Verhältnisse. Dieses Ergebnis ermöglicht die Zuweisung der Loci *ano*, *un*, *co* sowie der weiteren mit ihnen gekoppelten Gene zum Chromosom 13 · 14, weil allein dieses sich so verhält, wie die genannten Gene, d. h. in *flavens* · *stringens* mit let_{fl} im Chromosom 5 · 6 gekoppelt ist, in den anderen Komplexkombinationen frei davon spaltet (Gruppe 2 der Tabelle 3).

3. Chromosomenenden 7 · 8. Für diese Koppelungsgruppe gestaltet sich die Untersuchung etwas schwieriger als für die vorhergehenden, da die Genome der untersuchten Komplexe für die hier lokalisierten Gene weitgehend gleich sind. Die Folge davon ist, daß sich die Spaltung eines Merkmals immer nur in einzelnen Kombinationen verfolgen läßt. Für eine Koppelungsuntersuchung ist aber eine Heterozygotie in mindestens 2 Genen notwendig. Diese findet sich zwar in fast allen untersuchten Bastarden, aber eine bestimmte Strecke kann immer nur in einer Kombination beobachtet werden, ein Vergleich der Koppelungsverhältnisse zwischen den gleichen Genen in verschiedenen Komplexkombinationen, wie dies für die bisher betrachteten Koppelungsgruppen möglich war, kann hier nicht durchgeführt werden. Dem Chromosom 7 · 8 können daher wohl mehrere Loci zugewiesen werden, ohne daß aber eine Kontrolle durch den Vergleich mehrerer, aus verschiedenen Kombinationen gewonnener Daten

möglich ist. Dies bringt keine Ungenauigkeit der Ergebnisse mit sich, sondern bedeutet nur, daß auf eine zwar erwünschte, aber doch nicht unbedingt notwendige zusätzliche Sicherung verzichtet werden muß.

Im einzelnen sind die Ergebnisse folgende: In *flavens* · *h franciscana* ergibt sich eine deutliche Koppelung zwischen Blattbreite (*B*) und Kapselstreifung *(erythrocarpa)*. In *flavens*-Kreuzungen kann überall der Faktor *B* nachgewiesen werden, der dem Chromosom 7 · 8 zugewiesen wurde (RENNER 1933). Auf Grund der *stringens*-Kombinationen ließ sich *kr* hier einordnen (HARTE 1942). In *flavens* · *h franciscana* ergibt sich eine deutliche Koppelung zwischen *B* und *erythrocarpa*. Bei *h Hookeri* · *velans* besteht eine Koppelung zwischen let_{vel} und *Cer*, woraus sich die Zuweisung dieses Locus zum Ring 5 · 6 · 7 · 8 ergibt (let_{vel} liegt im Chromosom 5 · 8 nach BAERECKE 1944). Da in *stringens*-Kreuzungen keine Beziehungen zwischen Konfiguration und Hypanthiumfärbung gefunden wurden, kann angenommen werden, daß der Locus *Cer* nicht in den Enden 5 · 6, sondern in 7 · 8 lokalisiert ist. In *flavens* · *velans* haben alle Pflanzen ziemlich breite Blätter, was sich durch die Koppelung von *B* mit den Letalfaktoren let_{fl} und let_{vel} erklärt (Lage für alle 3 Loci im Ring 5 · 6 · 7 · 8).

Die den Chromosomenenden 7 · 8 zugeordnete Koppelungsgruppe besteht danach sicher aus 4 Loci (*B*, *kr*, *ery*, *Cer*), während ein weiteres Gen (let_{vel}) hier vielleicht einzufügen ist (Gruppe 3 der Tabelle 3).

4. Chromosomen 9 · 10 und 11 · 12. Für die Chromosomen 11 · 12 und 9 · 10, die in allen untersuchten Kombinationen als Bivalente vorhanden sind, lassen sich eine ganze Anzahl von Loci angeben, die zum Teil sicher miteinander gekoppelt sind, zum Teil freie Rekombination oder nicht näher analysierbare Verhältnisse ergeben.

In *flavens* · *h Hookeri* bleiben Gene für Knospenfarbe, Hypanthiumfärbung und Form der Kelchblattspitzen übrig, die sicher nicht den bisher besprochenen Koppelungsgruppen angehören und daher den beiden Bivalenten zugewiesen werden müssen. In *flavens* · *h franciscana* zeigt die Form der Kelchblattspitzen eine Koppelung mit der Behaarung, in *h Hookeri sulfurea* · *stringens* mit der Kapselstreifung, in *h Hookeri* · *stringens* ebenfalls mit der Kapselstreifung und vielleicht der Farbe der Stengelspitze. In *flavens* · *stringens* erwiesen sich Färbung der Kapselstreifen und Stengelspitze als gekoppelt.

Hieraus folgt, daß eine Koppelungsgruppe besteht mit den Loci *Acuminata* (Form der Kelchblattspitzen), *striatocarpa* (Kapselstreifung), *rutila* (Stengelspitzenfärbung) und *hirsuta* (Behaarung), die mit einem der Chromosomen 11 · 12 oder 9 · 10 identisch ist. Die nach den Ergebnissen von *flavens* · *h franciscana* noch mögliche Lagerung in 13 · 14 kann auf Grund der *stringens*-Kombinationen ausgeschlossen werden, weil dieses Chromosom dort mit let_{fl} verbunden ist. Ebenso ist die nach *flavens* · *stringens* mögliche Lokalisierung in 1 · 4 ausgeschlossen, da diese Enden in den übrigen Fällen bereits der *s*-Ring-Gruppe zugewiesen wurden. Die Koppelungsgruppe *aco–car–ru–hir* ist in Tabelle 3 als Gruppe 4 bezeichnet.

Der Faktor für gekrümmten Stengel *ge* ist in den Kombinationen von *stringens* mit *flavens* und *h Hookeri* von den bisher aufgestellten Koppelungsgruppen unabhängig und daher dem restlichen Bivalent, also 9 · 10 oder 11 · 12 zuzuweisen (Gruppe 5 der Tabelle 3).

Der Komplex *sulfurens* aus *Oe. franciscana sulfurea* enthält das Chromosom 11 · 12, nicht aber 9 · 10 (EMERSON und STURTEVANT 1932). In Kombinationen der hier untersuchten Komplexe mit *sulfurens* müßte sich eine Entscheidung über die Zuweisung der beiden Koppelungsgruppen zu den in Frage kommenden Bivalenten treffen lassen. Die in 9 · 10 lokalisierten Gene werden dabei eine Beziehung ihrer Spaltung zur Rekombination der Ringchromosomen erkennen lassen, während die in 11 · 12 liegenden von der Konfiguration unabhängig sein müssen.

5. Bisher nicht lokalisierte Gene. Von den Loci für Brakteenlänge und -breite und Wuchsform in *flavens* · *hfranciscana* können keine weiteren Aussagen über die Lokalisation gemacht werden, außer daß sie wahrscheinlich in einem der beiden genannten Bivalente liegen. Auch der Sichelblattfaktor muß hier lokalisiert werden, nähere Angaben darüber sind aber wegen des Fehlens jeder Koppelung mit anderen Genen nicht möglich. Für *dich* aus *gaudens* läßt sich nur die Lage in 1 · 2 und 5 · 6 mit Sicherheit ausschließen. Genauere Hinweise können Untersuchungen geben, bei denen *dich* in andere, stark spaltende Komplexkombinationen eingelagert wird. Die Gene dieser Gruppe wurden in Tabelle 3 mit ? in der Zeile „Koppelungsgruppe" versehen.

6. Zusammenfassung. Zusammenfassend gibt sich: Die in verschiedenen Komplexkombinationen nachgewiesenen Koppelungsgruppen decken sich in ihrem Genbestand, soweit es auf Grund der Translokationsverhältnisse erwartet wird. Ein Koppelungswechsel läßt sich überall dort feststellen, wo ein Unterschied in der Chromosomenverkettung besteht. Nur wenige Gene konnten keiner Koppelungsgruppe zugewiesen werden. Der Grund hierfür ist nicht, daß etwa mehr frei rekombinierbare Gene als Chromosomengruppen vorhanden sind, sondern daß für bestimmte Merkmale die Spaltungsverhältnisse durch Polymerie so kompliziert sind, daß auch mit den hier angewandten Methoden keine sicheren Aussagen über die Anzahl der beteiligten Gene und ihr Koppelungsverhalten gemacht werden können.

c) Die faktorielle Konstitution der Komplexe. Aus dem vorangegangenen Abschnitt ergibt sich, daß der Genbestand der Koppelungsgruppen in den einzelnen Komplexkombinationen der gleiche ist. Hierbei ist jedoch noch nichts ausgesagt über die Verteilung der zu den einzelnen Loci gehörenden Allele auf die Komplexe. Um dies zu untersuchen, sind die Komplexe und Gene in Tabelle 3 zusammengefaßt, die auch die Zugehörigkeit zu den Koppelungsgruppen erkennen läßt. Eine genauere Besprechung erübrigt sich, da die Einzelheiten schon bei der Darstellung der Komplexkombinationen gegeben wurden.

Die Zusammenfassung zeigt, daß *flavens* für fast alle Anthozyanmerkmale ein „Grün"-Allel enthält, das in den meisten Fällen dominant ist über die Rot-Allele der anderen Komplexe. Nur $+^P$, das vollständiges Fehlen des Farbstoffes bewirkt, ist rezessiv gegenüber dem Allel für Farbstoffbildung. Aus der Kombination *flavens-deprimens* · *stringens* ergeben sich für den Mischkomplex vereinzelte Abweichungen von *flavens*, die sich daraus erklären, daß *flavens* hier nicht mehr in der ursprünglichen Form vorliegt, sondern einzelne Chromosomenstücke durch crossing-over aus *deprimens* übernommen hat und an den darauf befindlichen Loci natürlich die *deprimens*-Allele enthält. Aus den Abweichungen gegenüber *flavens* · *stringens* ergeben sich Rückschlüsse auf die im Komplex *deprimens* enthaltenen Allele, die sonst wegen der in allen bekannten Kombinationen hohen Verkettung nur schwer einer Analyse zugänglich sind.

Für *hHookeri* lassen sich in den 3 vorliegenden Kombinationen die gleichen Allele nachweisen. Der Komplex enthält für alle Anthozyanmerkmale die „Rot"-Allele, die mit Ausnahme von *P* rezessiv sind. *hfranciscana* stimmt in den meisten Allelen mit *hHookeri* überein, weist jedoch in einigen Fällen charakteristische Abweichungen auf, z. B. in den Anthozyanmodifikatoren und in einzelnen Genen für Färbung und Behaarung. *hHookeri sulfurea* weicht dagegen in mehreren Allelen von *hHookeri* ab, was aus der Entstehung dieses Komplexes erklärt werden kann. Der Allelenbestand, der sich aus dem Vergleich der Kombinationen mit *velans*. *brevistylis* und *stringens* ergibt, ist der gleiche.

Die Komplexe *velans* und *velans-brevistylis* wurden nur in je einer Kombination untersucht. Die Ergebnisse decken sich nicht vollständig. Aus den Abweichungen ergibt sich, daß beide Komplexe nicht identisch sind, sondern außer in *br* sich noch in weiteren Allelen unterscheiden, von denen eine ganze Anzahl mit *br* gekoppelt sind.

stringens stimmt in vielen Allelen mit *flavens* überein, in anderen mit *hHookeri*. *gaudens* liegt in 2 Kombinationen vor, bei denen aber eine genauere Untersuchung der einzelnen

Allele nur begrenzt möglich ist. Eine ins einzelne gehende Übereinstimmung kann daher nicht erwartet werden. Widersprüche treten aber nirgends auf.

III. Die Veränderungen der Komplexe als Folge der Bastardierung.

Die bei *Oenothera* aus den genetisch-zytologischen Untersuchungen schon bekannten Erbeinheiten Gen, Koppelungsgruppe und Komplex können Veränderungen erfahren aus verschiedenen Ursachen. Genmutationen wurden in den Kreuzungen nicht direkt beobachtet, wohl aber konnte festgestellt werden, daß im Laufe der jüngsten Differenzierung der *Oenothera*-Rassen mehrere Genmutationen abgelaufen sein müssen. Beweis hierfür ist vor allem das Auftreten eines Gens für Pollensterilität *sterilis* in nur einer der beiden Linien von *Oe. Lamarckiana brevistylis*. Die Koppelungsgruppen können in ihrem Umfang durch neue Translokationen verändert werden, die aber hier nicht auftraten. Die Verteilung der Allele wird durch crossing-over abgeändert. Die Komplexe zerfallen durch Umkombination der einzelnen Chromosomengruppen. Ganze Gengruppen können durch die Gonenkonkurrenz in ihrer Häufigkeit im gesamten Material so stark vermindert werden, daß sie in einer sich selbst überlassenen Population in kürzester Zeit verdrängt sein würden. Diese einzelnen Einwirkungen sollen im folgenden näher erörtert werden.

a) Zerfall der Komplexe und das Auftreten der Elterntypen. In verschiedenen Arbeiten von RENNER und OEHLKERS wurde wiederholt erwähnt, daß unter den Nachkommen der Bastarde keine den Eltern entsprechenden Pflanzen gefunden wurden. Auch bei den vorliegenden Untersuchungen wurde diese Feststellung gemacht, die aber bei näherer Betrachtung der Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Elterntypen nicht weiter erstaunlich ist. Bei den Formen mit 1 Viererring und 5 Bivalenten, wie sie hier mehrfach untersucht wurden, sind 6 heterozygote, frei untereinander rekombinierbare Chromosomengruppen vorhanden. Die Anzahl der in den Gameten des Bastards möglichen verschiedenen Zusammenstellungen ist damit gleich 2^6, unter denen nur 2 sind, die den ursprünglichen Komplexen entsprechen. Alle anderen stellen Neukombinationen von Chromosomen beider Eltern dar, sind also genetisch Mischkomplexe, auch wenn sie in der Anordnung der Chromosomenenden mit einem der Elternkomplexe übereinstimmen. Die Möglichkeiten der Entstehung dieser verschiedenen Typen sind naturgemäß für Pollen und Eizellen gleich, bei der Befruchtung ergibt dies 2^{12} Kombinationsmöglichkeiten, von denen einige gleich sind, unter denen aber die Elternkombinationen nur je 1mal vertreten sind. Dies heißt aber, daß eine Elternkombination im Verhältnis 1:4095 auftritt. Um diese seltene Kombination mit Sicherheit zu erhalten, müßte daher ein Vielfaches dieser Zahl an F_2-Individuen aufgezogen werden.

Für Bastarde mit 2 Viererringen und 3 Bivalenten oder 1 Sechserring und 4 Bivalenten verringern sich diese Möglichkeiten auf 2^5 verschiedene Gameten- und 2^{10} Zygotenkombinationen. Ein Elterntyp tritt also im Verhältnis 1:1023 auf. In Bastarden mit nur 4 frei rekombinierbaren Chromosomengruppen (Konfiguration 6 4 2 2 oder 4 4 4 2 oder 8 2 2 2), die hier nicht untersucht wurden, ergeben sich 2^4 Gameten- und 2^8 Zygotenkombinationsmöglichkeiten. Das Verhältnis eines Elterntyps zur gesamten F_2 ist also = 1 : 255. Die der F_1 gleichenden Formen sind häufiger zu erwarten, da sie jeweils aus der Kombination zweier

reziproker Gameten entstehen. Im 1. Fall sind dies 2^3 Möglichkeiten unter 2^{12} Kombinationen, sie treten also auf im Verhältnis 1:63. Bei einer geringeren Anzahl frei rekombinierbarer Chromosomengruppen ist dieses Verhältnis entsprechend 1:31, 1:15 usw.

Diese Verhältniszahlen, in denen ein bestimmter Typ nach Selbstung der Bastarde erwartet werden kann, gelten aber nur unter der Voraussetzung, daß kein einziges der 14 Chromosomen der entstehenden Zygote durch crossing-over verändert wurde. Dies wird aber immer bei einigen Chromosomen der Fall sein, und so können die reinen Elternformen nur unter einer noch um ein Vielfaches größeren Individuenzahl erwartet werden, als oben angegeben wurde. In spaltenden F_2-Aufzuchten der üblichen Größe (unter 500 Individuen) ist demnach das Auftreten der Elternformen so unwahrscheinlich, daß sie praktisch nie beobachtet werden können. Dies erklärt auch, warum in den *flavens*-Kreuzungen keine *lutescens (flavens · flavens)* gefunden wurden. Wie groß diese zu erwartenden Veränderungen durch crossing-over sind, mit denen gerechnet werden muß, zeigen die *gaudens*-Nachkommenschaften, die infolge ihrer hohen Chromosomenverkettung nicht-spaltend sind, aber keine der einen Elternform in allen Merkmalen gleichenden Individuen ergeben.

Diese Überlegungen zeigen aber noch etwas anderes, was für die Oenotheren-Genetik von Bedeutung ist. *In Bastarden mit geringen Chromosomenverkettungen sind die Komplexe nicht konstant, sondern fallen bei der Meiosis in ihre Koppelungsgruppen auseinander.* Diese können frei rekombiniert werden ohne Rücksicht auf ihre Herkunft. Es ist daher sinnlos, bei den Nachkommen noch von den „Komplexen" im Hinblick auf ihre genetische Konstitution zu sprechen, wenn damit die Summe der in den komplexheterozygotischen Arten stets zusammenbleibenden Allele gemeint ist. Dieser Ausdruck kann bei spaltenden Bastarden nur noch gebraucht werden, um eine bestimmte Anordnung der Chromosomenenden anzudeuten, ohne Rücksicht auf ihren Gengehalt. Die Komplexzusammenstellung einer bestimmten Pflanze einer spaltenden Aufzucht kann daher nicht durch Feststellung ihres Phänotyps geschehen, sondern hierzu ist die zytologische Bestimmung der Konfiguration, unter Umständen auch die ihrer Nachkommen mit bestimmten Komplexen notwendig.

Die Komplexe der Oenotheren in ihrer ursprünglichen Bedeutung sind also nur vorhanden in den Keimzellen der heterozygotischen Arten. In den „nicht spaltenden" Bastarden treten sie mit geringen Veränderungen in den Gameten wieder auf. Sobald aber in der Nachkommenschaft eine größere Spaltung vorkommt, ist es zweckmäßig, den Ausdruck „Restkomplex" noch weiter einzuschränken und damit die in ihrer Endenanordnung vom jeweiligen Partner abweichenden Chromosomen zu bezeichnen. Dies hat den Nachteil, daß z. B. der „Restkomplex" *flavens* in den Kombinationen mit *stringens* und *hHookeri* etwas ganz anderes ist, im ersten Fall umfaßt er die Enden 5 · 6 · 13 · 14, im zweiten 1 · 2 · 3 · 4. Wenn aber aus der jeweils vorliegenden Beschreibung eindeutig hervorgeht, welcher Komplex der Antagonist ist, dürften hierdurch keine Mißverständnisse vorkommen können.

b) Die Rekombination der Viererringe. Die Rekombination der Ringe in der F_2 von *Oenotheren*-Bastarden mit verschiedener Chromosomenverkettung ist schon wiederholt untersucht worden. Alle Beobachtungen beziehen sich aber

immer nur auf sehr geringe Individuenzahlen (im Höchstfall 10 Pflanzen), was durch die technischen Schwierigkeiten der bisher verwendeten Einbettungs- und Schneidemethoden bedingt war. CLELAND gab als erster eine Übersicht über die Möglichkeiten der Chromosomenverkettung in der F_2 (RENNER und CLELAND 1933). Diese seien kurz zusammengefaßt, da sie für das Verständnis der vorliegenden Kreuzungen bedeutsam sind. Ein Ring kann in der Nachkommenschaft konstant sein, wenn 2 balancierte Letalfaktoren vorhanden sind, oder es kann eine Spaltung eintreten nach Pflanzen mit Ring und solchen mit Bivalenten an Stelle des Ringes. Das Verhältnis kann hier sein 2:1 für Ring:Bivalente, wenn in einer Chromosomengruppe ein Letalfaktor vorhanden ist, oder 1:1, wenn beide Chromosomengruppen homozygotisch möglich sind. Diese Möglichkeiten sind jetzt dahingehend zu ergänzen, daß eine Spaltung 1:1 auch bei Abwesenheit von Letalfaktoren eintreten kann, wenn eine der Chromosomengruppen Anlagen enthält, die ihren vollständigen Ausfall in einem Geschlecht bewirken. Ein Ring ist ebenfalls konstant, wenn diese Möglichkeit mit der Anwesenheit eines Letalfaktors im anderen Komplex kombiniert ist. Abweichende Spaltungen sind zu erwarten, wenn durch Gonenkonkurrenz ein teilweiser Ausfall der Chromosomen eines Komplexes in einem Geschlecht vorkommt. Dagegen ist es möglich, daß auch bei Vorhandensein von Letalfaktoren die homozygoten Bivalentformen in geringer Häufigkeit entstehen, wenn crossing-over zwischen dem Letalfaktor und dem Translokationspunkt vorkommen kann. Enthält der Bastard mehrere Ringe, dann gelten für jeden einzelnen die genannten Möglichkeiten. Die F_2-Individuen können alle Ringe der Elternform besitzen oder an Stelle eines oder mehrerer Ringe Bivalente enthalten. Neue Konfigurationen, mit mehr oder anderen Ringen, als die Ausgangsform enthält, sind nicht möglich. Hierin ergibt sich ein wesentlicher Unterschied von *Oenothera* gegenüber den Chromosomenringen von *Pisum*. Dort können durch crossing-over im interstitiellen Segment in der Nachkommenschaft auch neue Konfigurationen auftreten, z. B. Viererringe aus einer Sechserringform herausspalten (SANSOME 1933). Dies ist bei den untersuchten *Oenotheren*-Bastarden nicht möglich, weil hier die Translokationsstellen der Komplexe im Heterochromatin liegen und daher Chiasmen zwischen ihnen und der Insertion im allgemeinen nicht gebildet werden (für das abweichende Verhalten künstlich hergestellter Translokationen siehe MARQUARDT 1948).

Inwieweit im vorliegenden Material die homozygoten Bivalentformen erwartet werden können, wurde jeweils bei der Besprechung der Spaltungen angeführt. Hierbei sind alle Möglichkeiten vertreten. Aus dem Ring in *flavens* · ^{h}*Hookeri* (1 · 2 · 3 · 4) können beide Homozygoten herausspalten. In ^{h}*Hookeri* · *stringens* sind aus dem ersten Ring (1 · 2 · 3 · 4) beide Homozygoten möglich, der zweiten (5 · 6 · 9 · 10) bildet neben den Heterozygoten nur *Hookeri*-Formen, ebenso der Ring (5 · 6 · 7 · 8) aus ^{h}*Hookeri* · *velans*. In *flavens* · *velans* können aus dem ersten Ring (1 · 2 · 3 · 4) beide Chromosomengruppen frei rekombinieren, der zweiten (5 · 6 · 7 · 8) enthält die Letalfaktoren beider Komplexe und ist deshalb in der Nachkommenschaft konstant. Insofern stimmen die Befunde mit den Auffassungen von CLELAND überein. Die Zahlenverhältnisse der Rekombination entsprechen der Erwartung, soweit nicht besondere Ursachen, insbesondere Gonenkonkurrenz, für die Abweichungen verantwortlich gemacht werden konnten. Bei *flavens* · ^{h}*Hookeri* ergab sich z. B., daß die zunächst anscheinend gute Übereinstimmung der Spaltung Ring : Bivalente = 1:1 anders zu interpretieren ist. Die Korrelationsuntersuchungen, insbesondere mit den Genen der *s*-Koppelungsgruppe, zeigten, daß hier die *Hookeri*-Homozygoten in der Überzahl sind und nur wenige *flavens*-Homozygoten auftreten. Das Überwiegen der Bivalentformen in F_2

und F_1R von *flavens* · *hfranciscana* konnte auf besondere Gonenkonkurrenzverhältnisse zurückgeführt werden. In *flavens* · *velans* wurden nur Pflanzen mit 1 oder 2 Ringen erwartet, keine Bivalentformen, weil beide Letalfaktoren im gleichen Ring lokalisiert sind. Die vier trotzdem gefundenen Pflanzen mit 7 Bivalenten sind crossing-over-Individuen, die einen Letalfaktor gegen sein nicht-letales Allel des anderen Komplexes ausgetauscht haben. Wenigstens einige hiervon sind als *flavens*-Homozygoten zu deuten, wie das Auftreten einer Pflanze mit 7 Bivalenten in der Rückkreuzung mit *Oe. suaveolens* zeigte. Als Beispiel für die Zusammenhänge zwischen den Spaltungen eines Merkmals und der Konfiguration sei hier nur nochmals die Blütenfarbe erwähnt. In allen untersuchten Fällen liegt *s* im Ring und zeigt deutlich die geforderten Beziehungen zur Konfiguration, nämlich eine Bevorzugung der Bivalent-Konfiguration unter den *sulfurea*-Pflanzen und eine deutliche Korrelation. In *hHookeri* · *velans* findet sich die erwartete Spaltung Ring : Bivalente. Die gute Übereinstimmung mit dem erwarteten Verhältnis läßt, wie schon erwähnt, darauf schließen, daß der Austausch zwischen let_{vel} und dem Translokationspunkt äußerst gering ist.

Besondere Verhältnisse, die vorläufig noch ungeklärt bleiben müssen, finden sich in *hHookeri* · *stringens*. Nach den genetischen Befunden sollten die reinen *Hookeri*-Formen besonders häufig sein. Es sind aber gerade auffallend wenige Pflanzen mit 7 Bivalenten vorhanden. Auch unter den Pollensterilen und den *sulfurea*-Pflanzen, die wegen des nachgewiesenen sehr geringen Austausches zwischen diesen Loci und dem Translokationspunkt fast alle im 1. Ring (1 · 2 · 3 · 4) homozygotisch sind (einmal in der *Hookeri*-, das andere Mal in der *stringens*-Form), finden sich im ganzen nur 2 Pflanzen mit 7 Bivalenten. Hieraus ergibt sich, daß die Abweichungen von der Erwartung im Verhalten des 2. Ringes liegen, der in fast allen F_2-Pflanzen heterozygot vorhanden ist, trotzdem die *Hookeri*-Kombination an sich voll lebensfähig ist und keine Ausfälle durch taube Samen zu verzeichnen sind. Das Fehlen der *stringens*-Homozygoten kann erklärt werden durch den Nachweis, daß diese Chromosomen nicht in die Eizelle gelangen können. Die Ursache für das konstante Auftreten des Viererringes muß daher im Verhalten des Pollens begründet sein. Vielleicht gelangen mehr Pollenschläuche mit den *stringens*-Chromosomen dieses Ringes zur Befruchtung als mit *Hookeri*-Anteilen. Da aber keine Rückkreuzungsversuche mit spärlicher Bestäubung vorliegen, müssen alle Vermutungen darüber vorläufig hypothetisch bleiben, so daß hier die Feststellung dieses unerwarteten Verhaltens genügen muß.

Die Beziehungen der Rekombination der Ringe zur Spaltung in der Nachkommenschaft wurde in der bisher vorliegenden Literatur nur wenig Beachtung geschenkt. Die spärlichen Angaben beziehen sich fast alle auf die Komplexspaltung und nicht auf einzelne Merkmale.

Cleland gibt an, daß unter den von ihm untersuchten *excellens* · *flavens*-Nachkommen einige sind, die dem Phänotyp nach mehrere Chromosomen eines Komplexes homozygotisch enthalten müssen. Untersucht wurden 4 Pflanzen mit 1 oder 2 Ringen (Renner und Cleland 1933). Von verschiedenen Autoren wurden trotz des geringen Beobachtungsmaterials Betrachtungen über die Rekombination der Ringe im Zusammenhang mit der Spaltung der Merkmale angestellt. Diese beziehen sich einmal auf Gene, die in einem Ring lokalisiert sind, zum anderen auf solche, die in einem Bivalent liegen. Für die letzteren schreibt Renner, es sei eine unbedingte Forderung des Prinzips der Chromosomenverkettung, daß bei einem Spaltungsvorgang, der auf dem Austausch eines freien Chromosoms zwischen den beteiligten Komplexen beruht, die in dem betreffenden Faktor homozygoten Typen der F_2 keine andere Konfiguration als die F_1 haben dürfen (Renner 1933). Emerson und Sturtevant weisen darauf hin, daß Gene, die in einem Ring liegen, immer nur mit diesem zusammen auftreten dürfen (Emerson und Sturtevant 1932). Auf crossing-over beruhendes Homozygotwerden in einem Faktor dürfte ebenfalls die Chromosomenbindung nicht verändern (Renner 1933). Diese Annahmen können nach den vorliegenden Befunden nicht mehr uneingeschränkt aufrechterhalten werden.

Die Konfigurationen werden bestimmt durch den Translokationspunkt, an dem die verschiedenen Chromosomenenden zusammentreffen. Dieser ist eine genau definierte Stelle auf dem Chromosom, kann also genetisch behandelt werden wie irgendein anderer Locus, was bereits Rhoades für Maistrans-

lokationen tat (RHOADES 1931). Die Besonderheit gegenüber den Genen ist nur diese, daß die beiden Homozygoten des Ringes zytologisch nicht voneinander unterschieden werden können, sondern eine gemeinsame Klasse gegenüber den Heterozygoten der Translokation bilden. Bei dieser Auffassung des Translokationspunktes als Locus kann auch die Rekombination mit bestimmten Genen untersucht und beim Vorliegen von Koppelung das crossing-over bestimmt werden. Hieraus ergeben sich einige Abweichungen von den bisherigen, oben dargestellten Ansichten.

Für Gene, die in den Bivalenten lokalisiert sind, gilt in bezug auf die Konfiguration der F_2-Individuen folgendes: Wenn diese homozygotisch sind, können sie in der Konfiguration der übrigen Chromosomen der F_1 gleichen oder hierfür die homozygotischen Elternkombinationen darstellen, soweit diese durch das Fehlen von Letalfaktoren möglich sind. Beide Erbeinheiten, „Translokation" und „Gen", verhalten sich wie 2 frei rekombinierbare Faktoren und ergeben daher das Bild einer dihybriden Mendelspaltung. Unter den Homozygoten des betreffenden Gens müssen die F_1-Konfiguration (Ring) und die Neukombinationen (Bivalente) in gleicher Häufigkeit vertreten sein, wie unter den Heterozygoten. Es darf keine Korrelation zwischen Konfiguration und Merkmalsausprägung bestehen.

Für Gene, die in einem Ring lokalisiert sind, ist dies anders. Hier verhalten sich untersuchtes Merkmal und Konfiguration wie 2 miteinander gekoppelte Loci. Wenn kein crossing-over stattfindet, müssen die Heterozygoten des Merkmals, die genetisch der F_1 entsprechen, zugleich für die Translokation heterozygot sein und die Konfiguration der F_1 für den betreffenden Chromosomenring zeigen. Die Homozygoten dagegen sind auch für die Translokation homozygot, d. h. sie enthalten Bivalente an Stelle des Ringes. Wenn für die Rekombination eines Merkmals mit der Konfiguration eine derartige Beziehung gefunden wird, ist es ein sicherer Beweis dafür, daß das betreffende Gen in einem der Ringchromosomen liegt. Dieser Fall der absoluten Koppelung wird nur sehr selten sein und wurde bei der Bearbeitung der Kreuzungen nicht gefunden. Meist tritt zwischen dem Translokationspunkt und dem untersuchten Locus mit bestimmter Häufigkeit crossing-over auf. Die Folge ist dann, daß einige Pflanzen für das Gen homozygot sind und doch den Chromosomenring aufweisen, während andere heterozygot sind und Bivalente enthalten. In der Rekombination zwischen Konfiguration und Merkmal äußert sich dies dann derart, daß unter den Bivalentformen die Homozygoten sehr häufig sind, während die Ringformen vorwiegend sich als Heterozygoten erweisen. Bei vollständiger Dominanz eines Allels des untersuchten Gens verschieben sich die Verhältnisse etwas dadurch, daß die Heterozygoten und Homozygot-Dominanten des Gens nicht unterschieden werden können. Unter den Pflanzen dieses Phänotyps werden sich daher sowohl Ring- wie Bivalentformen finden, während unter den Rezessiven fast ausschließlich (mit Ausnahme der erwähnten crossing-over-Individuen) Bivalentformen vorkommen. Statistisch äußern sich beide Fälle in einer inhomogenen Verteilung (P-Werte sehr klein) der 2. außerdem durch einen sicher von 0 verschiedenen Korrelationskoeffizienten. Bei den oben angeführten früheren Untersuchungen wurde diese Möglichkeit der Abweichung von der Erwartung durch crossing-over nicht berücksichtigt. Ein

direkter Vergleich mit den damals angeführten Ergebnissen ist daher nicht möglich. Auch die Schlüsse auf die Lage einzelner Gene, die aus der zytologischen Untersuchung nur weniger F_2-Individuen gezogen wurden, bedürfen der Überprüfung. Beispiele für die entwickelten Anschauungen finden sich vielfach in den vorliegenden Untersuchungen. Bei der Besprechung der einzelnen Fälle wurde mehrfach darauf hingewiesen, so daß es überflüssig erscheint, hier nochmals alle anzuführen.

c) Das crossing-over. 1. Allgemeines. Nachdem klargestellt ist, welche Koppelungsgruppen vorhanden sind und wie die Allele im einzelnen verteilt sind, können die Austauschverhältnisse näher betrachtet werden. Dabei ist zunächst festzustellen, daß in allen Koppelungsgruppen und in jeder Komplexkombination crossing-over beobachtet wurde. In allen Kombinationen zwischen je zwei Merkmalen, deren Gene einer Koppelungsgruppe angehören, sind neben den Elternformen auch Neukombinationen vertreten, wenn auch in oft sehr geringer Häufigkeit. Dies heißt aber, daß auf allen untersuchten Strecken crossing-over vorkommt, da Umgruppierungen der Allele nur auf diese Weise entstehen können. Eine genaue Analyse wird dadurch erschwert, daß nur dann, wenn beide beteiligten Eigenschaften durch je 1 Gen bestimmt werden, also keine Polymerie vorliegt, sich die genaue Häufigkeit der Austauschindividuen feststellen läßt. Auch hier können aber, sobald die Gonenkonkurrenz einwirkt, keine Austauschwerte errechnet werden, weil die vorhandenen Methoden (Immer 1936) für wenigstens ein Merkmal ungestörte Spaltungsverhältnisse erfordern. Nur für einzelne, besonders günstige Fälle, auf die im folgenden näher eingegangen wird, kann daher ein genauer crossing-over-Wert festgestellt werden. Diese genügen aber, um zu erkennen, *daß alle möglichen Werte von fast absoluter Koppelung bis zu sehr hohen Austauschwerten nahe an 50% vorkommen.* Weitergehende Aussagen sind in den übrigen Fällen nicht möglich, insbesondere kann die Größe der anderen Austauschwerte meist nur näherungsweise bestimmt werden, wenn nicht über die Feststellung der Koppelung hinaus jede weitere Bestimmung unmöglich ist.

Besonders deutlich ist der Austausch bei den Genen, die in einem der Ringchromosomen lokalisiert wurden. Wenn unter den Nachkommen eines Bastards mit verketteten Chromosomen die Pflanzen des rezessiven Phänotyps einen Chromosomenring aufweisen, können sie mit Sicherheit als crossing-over-Individuen identifiziert werden. Auf diese Weise ließ sich für alle den Ringen zugewiesenen Loci Austausch feststellen. In den übrigen phänotypischen Klassen solcher Kombinationen werden immer ebenfalls einige Austauschpflanzen vorhanden sein. Es sind dies die Gruppen homozygot-dominant + heterozygot für Translokation (von den Doppelt-Heterozygoten nicht zu unterscheiden) und heterozygot für das untersuchte Gen + homozygot für Translokation (den Doppelt-homozygoten gleich). Ohne Prüfung der Nachkommenschaft können diese nicht aufgefunden werden. Eine solche würde aber die Aufzucht und zytologisch-genetische Untersuchung einer großen Anzahl F_3-Familien erfordern, was bei *Oenothera* aus arbeitstechnischen Gründen nicht möglich ist. Eine genaue Bestimmung des Austauschwertes zwischen einem gegebenen Gen und dem Translokationspunkt ist daher ausgeschlossen. Die Unterschiede in der relativen Häufigkeit der sicheren Austauschpflanzen für die

einzelnen untersuchten Gene erlaubten aber den Schluß, daß auch hier alle Austauschhäufigkeiten von nahezu absoluter Koppelung bis zu fast freier Rekombination vertreten sind. Es liegen also für das crossing-over zwischen Gen und Translokationspunkt die gleichen Verhältnisse vor, wie sie oben für die Strecken zwischen 2 Genen festgestellt wurden. Alle diese Fälle sollen im folgenden nochmals zusammengestellt werden, um einen Überblick über die vorliegenden Verhältnisse zu bekommen.

2. Crossing-over in der sulfurea-Gruppe. Für die Strecke *P–s* ist schon seit langem bekannt, daß die Austauschvorgänge hier in sehr wechselnder, aber immer äußerst geringer Häufigkeit vorkommen, je nach der untersuchten Komplexkombination (OEHLKERS 1933, 1940). Für *flavens · hHookeri* wurde in der F_2 unter 535 Pflanzen nur 1 *sulfurea*-getupftes Austauschindividuum gefunden, in der F_1R mit *flavens* 3 unter 124 Pflanzen, also 2,4%. In *flavens · hfranciscana* F_2 treten 4 Austauschpflanzen auf, je 2 *sulfurea*-getupft und gelb-ungetupft, unter 487 Pflanzen. In beiden hier beschriebenen Fällen dürfte der wirkliche Austauschwert in der gleichen Höhe liegen. In der Kombination von *flavens* mit *velans* aus *Oe. Lamarckiana* RENNER treten unter 384 Pflanzen in der F_2 keine Austauschindividuen auf, aber wohl 5 in der Rückkreuzung (neben 68 gelb-getupft und 70 *sulfurea*-ungetupft), woraus sich der Austauschwert in den Samenanlagen auf 3,5% berechnet.

Tabelle 4. *crossing-over auf der Strecke s–P in verschiedenen Kombinationen.*

Komplexkombination	Generation	Anzahl der Individuen des Phänotyps					Austauschwert in %
		getupft		ungetupft			
		gelb	*sulfurea*	gelb	*sulfurea*		
flavens · hHookeri . .	F_2	493	1	—	41	535	0,2
	F_1R	58	1	2	63	124	2,4
flavens · hfranciscana	F_2	470	2	2	13	487	0,2
flavens · velans RENNER	F_2	369	—	—	15	384	0
	F_1R	68	1	4	70	143	3,5

Der Austausch auf der benachbarten Strecke *P–str* kann nachgewiesen werden am Auftreten von grünknospigen-getupften Pflanzen. Eine genauere Untersuchung ist nur in einem Fall möglich, in dem die Knospenfarbe nicht durch weitere Gene modifiziert wird. Dies ist die F_1R von *flavens · velans*. Der gefundene Austausch beträgt 2,9%.

Nach der Erörterung der Austauschverhältnisse auf den Strecken *P–str* und *P–s* ist ein Vergleich mit den bisher vorliegenden Angaben möglich. Die für *P–s* gefundenen Austauschwerte schwanken je nach den untersuchten Komplexkombinationen sehr stark. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß bisher alle Unterschiede in der Färbung von Kelchblättern und Hypanthium als *P*-Allele behandelt wurden. Ein Teil der zunächst unerklärlichen Schwankungen beruht sicher darauf, daß nicht der Austausch zwischen *s* und *P*, sondern zwischen *s–str* oder *s–tub* untersucht wurde.

Der von SHULL gefundene Wert von rund 8% Austausch bezieht sich auf die Faktorenpaare $s/+^s$ und *rubricalyx*/rote Knospen mit grünem Hypanthium ($tub/+^{tub}$) (SHULL 1923). Hier wurde also nicht der Austausch *s–P* sondern *s–tub* untersucht. EMERSON bearbeitet das crossing-over von *s* gegen „*P*" zuerst in der Kombination *franciscana sulfurea · hlatifrons*, also ebenfalls die Strecke *s—tub*, und fand 8,7% Austausch (EMERSON 1931). In einer anderen Versuchsreihe fand er für die Rekombination zwischen Blütenfarbe und Knospenstreifung, also die Strecke *s–str*, rund 4% Austausch. Da *s* und *P* sehr eng miteinander gekoppelt sind, ist dieser Wert vergleichbar mit dem hier gefundenen Austausch zwischen *P–str* in

flavens · velans von 2,9%. Das crossing-over ist in beiden Fällen im Rahmen der Fehlerbreite von gleicher Größe. Der Locus *tub* muß danach etwa doppelt so weit von *s* entfernt sein als *str*.

In den Kreuzungen, in denen sicher die Strecke *s–P* untersucht wurde, fanden sich bisher immer starke Differenzen zwischen den einzelnen Beobachtungen, die von Oehlkers (1940) ausführlich diskutiert wurden. Für den Austausch in den Eizellen wurden Werte von 3,1—4,2% und 2,4% gefunden. In diese Klasse lassen sich auch die hier vorkommenden Werte von 3,5% und 2,4% Austausch einordnen. Aus den F_2-Aufzuchten ergeben sich für alle untersuchten Komplexkombinationen sehr geringe Austauschwerte, die sicher weit unter 1% liegen. Sie stimmen mit denjenigen überein, die in der Tabelle bei Oehlkers für andere Fälle angegeben wurden. Über die Ursachen der Differenzen zwischen den Austauschwerten in den Fällen, in denen zweifelsfrei die Strecke *s–P* bearbeitet wurde, kann auch auf Grund des vorliegenden Materials noch nichts über die von Oehlkers getroffenen Feststellungen hinaus gesagt werden.

Ganz andere Verhältnisse wurden für die Strecke *s–fr* gefunden. Die hier auftretenden Schwankungen des crossing-over-Wertes gehen über das hinaus, was allein durch die modifizierenden äußeren Einflüsse erreicht werden kann.

Hier beträgt der Austausch in der Kombination von *flavens · stringens* 50%, so daß die vorliegende Koppelung nur auf einem Umweg nachgewiesen werden konnte (Harte 1942). In *flavens-deprimens · stringens* tritt die Koppelung deutlich hervor, wenn auch der Austausch sehr hoch ist mit 43,9 ± 1,3%. In *hHookeri sulfurea · stringens* dagegen ergibt sich aus der F zunächst das Bild einer absoluten Koppelung, bei der die doppelt-rezessive Neukombination fehlt. Die Rückkreuzung zeigt dann genauer, daß ein Austausch in Höhe von 7,7% vorliegt, der in der F durch die Auswirkung der hier besonders kompliziert gelagerten Gonenkonkurrenz verdeckt wird.

Es muß angenommen werden, daß die Differenzen in der Struktur der beteiligten Komplexe begründet sind. In *flavens · stringens* liegen beide Loci in einem Bivalent (2 · 3), in *hHookeri · stringens* ist dieses mit den Chromosomenenden 1 und 4 zu einem Viererring verbunden. Es wurde bereits festgestellt, daß *s* proximal im Ende 3 liegt, während *fr* mit großer Wahrscheinlichkeit im Chromosomenschenkel 2 lokalisiert werden konnte, und zwar nicht nahe dem Ende, da distal von *fr* noch Loci nachgewiesen werden konnten. In *hHookeri · stringens* liegt also der Translokationspunkt zwischen beiden Loci. Ähnliche Verhältnisse wurden in der Literatur bereits mehrfach behandelt. Dobzhansky (1931) stellte fest, daß bei heterozygoten Translokationen der Austauschwert im betroffenen Schenkel herabgesetzt ist. Rhoades (1933) untersuchte den Austausch in heterozygoten Translokationen von Mais (Linie semisteril 4), wobei sich ergab, daß das crossing-over auf Strecken, die den Translokationspunkt enthalten, erniedrigt wird. Die Verminderung der Austauschwerte betrug 5—10% bei sehr langen Strecken, erreichte also in keinem Fall das hier für *Oenothera* festgestellte Ausmaß. Die Verhältnisse bei *Oenothera* müssen demnach in wesentlichen Punkten von denen beim Mais abweichen.

Die besonderen Verhältnisse in einem Viererring können die Ursache für eine Veränderung des Koppelungswertes sein. Bei der kreuzförmigen Paarung im Pachytän bestehen naturgemäß andere Spannungsverhältnisse als in einem normalen Bivalent, wodurch die Austauschhäufigkeit zwischen 2 Loci, die durch den Translokationspunkt getrennt sind, verändert werden kann, besonders

Tabelle 5. *crossing-over auf der Strecke fr–s in verschiedenen Kombinationen.*

Komplexkombination	Generation	Anzahl der Pflanzen des Phänotyps				Summe	crossing-over %
		gelb		*sulfurea*			
		fertil	steril	fertil	steril		
flavens · stringens[1]	F_2	283	104	111	37	532	49,0
flavens · stringens[1]	F_1R	185	133	128	119	565	46,2
flavens deprimens · stringens	F_2	51	27	12	4	94	43,9
hHookeri sulfurea · stringens	F_2	163	40	107	—	310	0
hHookeri sulfurea · stringens	F_1R	4	17	34	—	56	7,7

dann, wenn beide nahe der Translokation liegen. Dieser Einfluß geht dahin, daß in der Nähe der Translokation keine Chiasmen gebildet werden, und dadurch die crossing-over-Werte für Strecken, die diese enthalten, herabgedrückt werden. Ein direkter Vergleich der Verhältnisse beim Mais mit denen von *Oenothera* ist allerdings nicht möglich, da beim ersten Objekt die untersuchte Translokation im Euchromatin liegt, während bei *Oenothera* diese Stelle im heterochromatischen Mittelteil der Chromosomen enthalten ist. Da aber im Heterochromatin keine Chiasmen gebildet werden, dürfte ein Translokationspunkt hier nur dann Einfluß auf die Häufigkeit der Chiasmenbildung im euchromatischen Teil der Chromosomen und damit auf das crossing-over haben, wenn er so dicht an der Grenze des Heterochromatins liegt, daß sein Einfluß auf die Paarung sich bis in das Euchromatin hinein ausdehnt. Über die nähere Lokalisation des Translokationspunktes im hier betrachteten Viererring von *Oenothera* ist nichts bekannt, so daß diese Möglichkeit doch in Betracht gezogen werden muß. Aber auch in diesem Fall kann, wie der Vergleich mit den Befunden am Mais zeigte, die Wirkung einer heterozygoten Translokation nicht die alleinige Ursache für die starke Herabsetzung des Austauschwertes sein. Auf diese Differenz wird in einem der folgenden Abschnitte noch einzugehen sein.

Tabelle 6. *Austausch zwischen den Loci br und ster in hHookeri · velans.*

Generation	crossing-over-Wert	Individuenzahl
F_2	34,5 ± 3,6	293
F_3	27,3 ± 5,6	94
F_3	37,7 ± 5,2	155
F_3	46,6 ± 7,2	100

Für die Strecke *br–ster* wurden in F_2 und F_3 etwas verschiedene Austauschwerte gefunden, die Verteilung ist aber homogen, so daß die Abweichungen als zufällig angesehen werden können.

Für *br–s* wurde 50% Austausch festgestellt. Auf der Strecke *s–rub* tritt ebenfalls ein crossing-over von nahezu 50% auf, nachgewiesen durch die fast freie Rekombination zwischen beiden Merkmalen, die aber durch dazwischenliegende Loci deutlich verbunden sind. Die Merkmale *br* und *rub* zeigen freie Rekombination. Da aber für beide Koppelung mit *s* nachgewiesen wurde, muß hier 50% Austausch vorliegen. Sie können deshalb nicht auf derselben Seite von *s* im gleichen Chromosomenende liegen, sondern müssen auf verschiedenen Chromosomenschenkeln lokalisiert werden.

Auf beiden Schenkeln dieses Chromosoms erfolgt also 50% Austausch. Auf die zytologischen Verhältnisse übertragen, bedeutet dies eine Chiasmenhäufigkeit von fast 100%, d. h. daß in jedem dieser Chromosomenschenkel

[1] Nach HARTE 1942.

ziemlich regelmäßig mindestens ein Chiasma gebildet werden muß. Dies stimmt überein mit den zytologischen Beobachtungen an fixiertem Freilandmaterial von *Oenothera*, wo fast alle möglichen Endbindungen vorhanden sind, also die geforderte Chiasmenhäufigkeit erreicht wird. Renners (1946) neuerdings entwickelte Vorstellung von den Querarmen als einzigen Stellen des crossing-over ist demgegenüber nicht haltbar. Auch in den Maistranslokationen, die von Rhoades (1931) bearbeitet wurden, fand sich die gleiche Erscheinung, daß zwischen 2 Loci, die in verschiedenen Chromosomenschenkeln ziemlich weit vom Translokationspunkt entfernt liegen, 50% crossing-over, d. h. anscheinend freie Rekombination vorkommt. Zu erwähnen ist noch, daß im besonders günstigen Material der F_1R von *flavens · velans* in der *s*-Gruppe doppelter Austausch nachgewiesen werden konnte (vgl. S. 540).

Für die nachgewiesene Koppelung *s–ster* ist der Austauschwert nicht zu berechnen wegen der abweichenden Spaltung beider Merkmale. Einer Analyse durch die Korrelationsmethode ist sie ebenfalls nicht zugänglich durch die geringe Individuenzahl der *sulfurea*-Klassen.

3. crossing-over in den anderen Koppelungsgruppen. Alle hier auf das crossing-over hin untersuchten Strecken befinden sich in der *sulfurea*-Koppelungsgruppe. Außerhalb dieser ist es noch seltener möglich, genaue Aussagen zu machen, weil nur wenige unifaktoriell spaltende Merkmale vorliegen, bei denen keine Komplikationen durch Rezessivenausfall, Dominanzwechsel oder andere Störungen vorkommen. So sind vor allem Austauschwerte zwischen den Letalfaktoren und anderen Genen nicht zu erfassen.

In einem Fall (*^{h}Hookeri sulfurea · velans br* F_3) konnte eine Koppelung zwischen Modifikatoren von Kapselstreifung und Hypanthiumfärbung gefunden werden mit einem Austausch von $35{,}4 \pm 7{,}2\%$. In der F_2 der gleichen Komplexkombination ließ sich ein Austausch nachweisen zwischen einem Locus für Hypanthiumfärbung und dem Translokationspunkt des Ringes $5 \cdot 6 \cdot 7 \cdot 8$. Der genaue crossing-over-Wert läßt sich jedoch hier nicht angeben, weil ein Teil der Pflanzen schon als taube Samen ausfällt.

Genauere Angaben lassen sich gewinnen über den Austausch der Letalfaktoren gegenüber den Komplexen, aus denen sie stammen. Das bedeutet aber hier bei den spaltenden *Oenotheren*-Bastarden Austausch gegenüber dem Translokationspunkt des dem Restkomplex zugehörenden Viererringes. Der Locus let_{vel} zeigt einen sehr seltenen Austausch gegenüber der Translokation des Ringes $5 \cdot 6 \cdot 7 \cdot 8$. In der F von *^{h}Hookeri · velans br* wurde kein crossing-over-Individuum gefunden. Die F_2 von *flavens · velans* weist 2 Pflanzen mit 7 Bivalenten auf. Hier ist also ein Austausch zwischen einem der Letalfaktoren und dem Translokationspunkt vor sich gegangen. Ob let_{fl} oder let_{vel} hiervon betroffen wurden, ist zytologisch nicht festzustellen, durch die Untersuchung der F_1R wird aber der Austausch von let_{fl} wahrscheinlich gemacht. Ein crossing-over von let_{fl} gegenüber dem Komplex wurde bisher nur in äußerst seltenen Fällen beobachtet. In dem sehr großen Material von *flavens · stringens*-Nachkommen, das bisher für verschiedene Zwecke zytologisch untersucht wurde, fand sich kein einziges Mal eine Abweichung von der Konfiguration 4 2 2 2 2 2 (Harte 1942 und unveröffentlicht). Renner (1942) gibt einen durchschnittlichen Austausch auf Grund genetischer Daten von etwa 2% an, der ihm seinerzeit für *Oenothera* relativ hoch erscheinen mußte. Nach den jetzigen Befunden muß jedoch ein crossing-over von 2% auch bei *Oenothera* als sehr gering angesehen werden, so daß der von ihm danach getroffenen Lokalisation am Ende des Chromosoms $5 \cdot 6$ nicht zugestimmt werden kann. Vielmehr muß eine Lage proximal im euchromatischen Teil, nahe der Grenze zum Heterochromatin hin angenommen werden, da bei Lage an einem Chromosomenende der Austausch viel häufiger sein müßte. Weil *Sp* von let_{fl} abgetrennt werden kann, muß dieser Locus distal davon liegen.

Die von früheren Autoren angegebene Koppelung zwischen *br* und *co* konnte nicht bestätigt werden (Emerson und Sturtevant 1932). Unter der Voraussetzung, daß mit *co* nur

derjenige Blütengrößefaktor bezeichnet wird, der in *albicans* · ^{h}*Hookeri* ausgetauscht wird und dessen dominantes Allel kleine Blüten hervorruft, die durch *Su* aus *flavens* unterdrückt werden können, konnte die Koppelung von *co* mit anderen Loci nachgewiesen werden. Austauschkombinationen treten auch hier auf, so daß crossing-over von verschiedenem, aber nicht berechenbarem Ausmaß vorkommt. Die durch EMERSON und STURTEVANT nachgewiesene, sichere Koppelung von *br* mit einem die Blütengröße beeinflussenden Gen bezieht sich daher nicht auf *co*, sondern auf einen anderen, vorläufig nicht benannten Faktor.

Von RENNER (1917, 1933) wurde mehrfach angegeben, daß in Kreuzungen großblütig-langgriffelig × kleinblütig-kurzgriffelig in der F nur die Elternkombinationen auftreten. Dies wäre durch Pleiotropie eines Gens, das gleichzeitig auf beide Merkmale einwirkt, zu erklären, oder durch absolute Koppelung zwischen Blütengröße- und Griffellängefaktoren, wie sie in den Chromosomenringen hochverketteter Bastarde möglich ist. Als Beispiele werden von RENNER Kreuzungen von *Oe. biennis* mit *Oe. Lamarckiana* und *Hookeri* angeführt. In der F von *flavens* · *velans* ergab sich dagegen eine so deutliche Koppelung zwischen beiden Merkmalen, daß die Lage beider Gene im gleichen Chromosomenverband angenommen werden muß, wobei die Neukombinationen aber ziemlich häufig sind. Der von RENNER festgestellte Zusammenhang kann daher nicht auf Pleiotropie beruhen, sondern muß in den von ihm untersuchten Bastarden durch enge Koppelung zweier Gene bedingt sein. Dabei ist es möglich, daß durch die großen Chromosomenringe besonders geartete Austauschverhältnisse entstehen, die eine absolute Koppelung vortäuschen.

4. Crossing-over in großen Chromosomenringen. In den komplexheterozygotischen Arten, die mit großen Chromosomenringen versehen sind, werden nur sehr wenige Gene von einem Austausch gegenüber den Komplexen betroffen, und diese auch nur in einem sehr geringen Ausmaß, so daß die crossing-over-Mutanten, die in einem bestimmten Gen homozygot sind, nur in sehr seltenen Fällen beobachtet werden. Auf diese Vorgänge trifft die Ansicht von RENNER (1942) zu, nach der das crossing-over ein sehr seltener Vorgang ist. In den künstlich hergestellten Bastarden dagegen werden viele Gene durch crossing-over ausgetauscht, und zwar auch solche, die in den Arten mit ihrem Komplex fest gekoppelt sind. Dies gilt nicht nur für Formen mit geringer Verkettung, wie sie in den vorstehenden Abschnitten betrachtet wurden, sondern auch in Bastarden mit großen Chromosomenringen ist crossing-over häufiger, als bisher angenommen wurde.

Zunächst ist auf die Unterschiede zwischen *Oe. Hookeri* und *Oe. Hookeri sulfurea* hinzuweisen, die nur einfach erklärt werden können durch die Annahme, daß bei der Entstehung dieser Form aus *albicans* · ^{h}*Hookeri* eine Reihe von Austauschvorgängen zwischen beiden Komplexen dieses Bastards stattgefunden haben, durch die ^{h}*Hookeri* mehrere Chromosomenstücke aus *albicans* übernommen hat. Ferner geht aus der Variabilität der F von *gaudens* · ^{h}*Hookeri* hervor, daß auch hier viele Gene durch crossing-over zwischen beiden Komplexen ausgetauscht werden. Das gleiche gilt für *flavens* · *gaudens*. Weiter konnte nachgewiesen werden, daß *flavens* beim Durchgang durch die Kombination mit *deprimens* ebenfalls im Allelenbestand mehrerer Chromosomen einige Veränderungen erfahren hat, die auf crossing-over im Bastard schließen lassen. Durch das Vorliegen einer Reihe multipler Allele des Gens *striatocarpa* konnte nachgewiesen werden, daß in der *Oe. strigosa* zwischen diesem Locus und dem Translokationspunkt des betreffenden Chromosoms kein crossing-over stattfindet, während in *deprimens* · *flavens* diese Strecke wohl einem Austausch zugänglich ist.

Für dieses Verhalten der Bastarde gibt es zwei einander ergänzende Erklärungen. Es muß als Erstes angenommen werden, daß die Komplexe einer Art in den Chromosomenteilen, die einem Austausch zugänglich sind, identische Allele enthalten. Der Stückaustausch zwischen den Chromosomen, der nach den Beobachtungen über die Häufigkeit der Chiasmenbildung sehr oft erfolgen muß, hat daher keinen genetischen Effekt. In den künstlichen Bastarden dagegen werden 2 Komplexe zusammengebracht, die in ihrem Allelenbestand nicht über-

einstimmen und daher das crossing-over als genetische Folge der Chiasmenbildung erkennen lassen.

Als Zweites ergibt sich, daß die Ausdehnung der Chromosomenteile, die einem Austausch zugänglich sind, in den Arten und den Bastarden nicht übereinstimmen kann, da im einen Fall Gene vom crossing-over erfaßt werden, die im anderen nicht von den Komplexen abgetrennt werden können. Auf diese zytologischen Differenzen wird in einem besonderen Abschnitt eingegangen werden.

5. Entstehung von crossing-over-Mutanten. Die beiden *Oe. Lamarckiana*-Linien, die aus den Kulturen von RENNER und DE VRIES stammen, unterscheiden sich phänotypisch etwas, die Differenzen sind jedoch nur schwer zu beschreiben. Aus den Kreuzungen ergab sich aber, daß im Komplex *gaudens* der einen Linie (von DE VRIES) ein Allel *dich* vorhanden ist, das in der anderen fehlt. Dies kann entweder auf Rückmutation zurückzuführen sein oder auf crossing-over, wobei *gaudens* einmal das normale Allel aus *velans* erhalten hat und eine solche Austauschpflanze für die Weiterzucht verwendet wurde. An sich ist ein solcher Vorgang nicht besonders auffällig, er entspricht dem Auftreten der crossing-over-Mutanten wie *nanella* oder *sulfurea*, wenn nicht RENNER (1947) die Ansicht geäußert hätte, daß die kryptomeren Faktoren von *Oenothera* für die Arten lebenswichtig seien, was für *dich* anscheinend nicht zutrifft, da die Linie auch ohne dieses Allel ohne besondere Schwierigkeiten erhalten werden kann. Hier liegt also der Fall einer dominanten crossing-over-Mutante vor, die erst durch den Vergleich der Züchtungsergebnisse als solche erkannt werden konnte.

6. Deutung der Befunde. Die Rekombination einzelner Merkmale mit den Chromosomenringen und die durch crossing-over zu erklärenden Abweichungen wurden bei den einzelnen Kreuzungen eingehend besprochen und im vorigen Abschnitt nochmals erwähnt. Die Möglichkeit eines Austausches in Chromosomenringen wurde früher schon von RENNER (1933) festgestellt, hier wurde aber erstmals nachgewiesen, daß in ihnen nicht nur crossing-over zwischen den Komplexen (= Translokationspunkten) und einzelnen Genen, sondern auch zwischen mehreren Genen möglich ist. Dieser Austausch kann alle Werte von unter 1% bis zu anscheinend freier Rekombination annehmen.

Aus den Darlegungen ergeben sich einige Abweichungen von den bisher bei *Oenothera* über das crossing-over gemachten Befunden. Eine oft vertretene Annahme war, daß die absolute Koppelung der Gene in den heterozygotischen *Oenothera*-Arten in freie Spaltung umschlägt, wenn sie durch Bastardierung gelöst wird (RENNER 1927). Diese Ansicht ist schon lange in ihrer Gültigkeit eingeschränkt durch das Auffinden von crossing-over für einzelne Gene, das aber die Besonderheit zeigte, daß die Koppelung meist sehr eng ist. Die einzelnen Angaben schwanken um 5%, und Werte, die unter 1% liegen, sind dabei nicht selten. RENNER (1942) gibt an, daß die Austauschwerte meist nur wenige Prozent betragen und nur äußerst selten 10% übersteigen. Auch für Koppelung zwischen Loci, von denen später die Lage in einem Bivalent nachgewiesen wurde, finden sich zweifelsfreie Angaben über diese geringen Austauschwerte, z. B. für *vetaurea-supplena*, *vetaurea-bullata* (SHULL 1925, 1930) *P-s* (s. oben) und lct_{β}-*Sp*. Diesen gegenüber standen die Gene *br* und *co*, die in allen Kombinationen, unabhängig von der Verkettung, freie Rekombination zeigten. Zwischenglieder, also Austauschwerte etwa zwischen 10 und 45%, schienen bei *Oenothera* nicht vorzukommen. Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich nun, daß diese Werte in allen Koppelungsgruppen vorkommen müssen. Auch wenn wegen der besonderen Verhältnisse, die aus der Störung der Spaltungen durch

Polymerie, Gonenkonkurrenz und Letalfaktoren entstehen, die crossing-over-Werte nur in Ausnahmefällen genau berechnet werden können, ließ sich doch zeigen, daß die Austauschwerte für die einzelnen Strecken von verschiedener Größe sind. Zunächst finden sich wieder die beiden schon bekannten Klassen mit äußerst geringem Austausch (*s–P*, *ano*-Translokation) und 50% crossing-over, bei dem die Koppelung auf einem Umweg nachgewiesen werden muß durch gemeinsame Koppelung mit dazwischenliegenden Loci (*s–br*, *rub–br*, *s–fr*). Dazu sind aber alle Übergänge vorhanden, so daß es als bewiesen angesehen werden kann, daß das crossing-over bei *Oenothera* in dieser Hinsicht nicht die Ausnahmestellung einnimmt, die ihm bisher zugewiesen wurde. Für den Austausch in Bivalenten und kleinen Chromosomenringen muß vielmehr angenommen werden, daß hier die gleichen Verhältnisse wie bei anderen Objekten vorliegen, nur daß die Gesetzmäßigkeiten wegen der vielfachen Komplikationen nicht so leicht erkannt werden können. *Das crossing-over ist in den hier untersuchten Bastarden von Oenothera also keine seltene Erscheinung, sondern kommt in allen Koppelungsgruppen als normaler Vorgang bei der Keimzellbildung in großer Häufigkeit vor.*

Die Besonderheiten des crossing-over bei Oenothera liegen in den Schwankungen der Austauschwerte, die weit über das hinausgehen, was in anderen Fällen gefunden wurde. Bei *Drosophila* z. B. sind die Austauschwerte erstaunlich konstant. Auch unter Berücksichtigung der konstanten Aufzuchtbedingungen sind die gefundenen Abweichungen geringer als sie bei zufälliger Streuung sein dürften (Ludwig 1938). Die Differenzen der Werte für das crossing-over in der gleichen Komplexkombination in PMZ und EMZ können aus den verschiedenen Einflüssen, denen die reduzierenden Zellen ausgesetzt sind, erklärt werden, da die Chiasmenbildung und damit das crossing-over hierfür besonders empfindlich sind (Oehlkers 1940). Auf Gründe für die weiten Schwankungen der Austauschwerte in verschiedenen Komplexkombinationen wird im nächsten Abschnitt eingegangen werden. An dieser Stelle muß es genügen, die Unregelmäßigkeiten aufzuzeigen.

d) Veränderungen der crossing-over-Werte durch Bastardierung. Aus der Betrachtung über das crossing-over ergab sich, daß die Austauschwerte einer bestimmten Strecke in verschiedenen Komplexkombinationen so stark voneinander abweichen können, daß es nicht möglich ist, sie als zufallsgemäße Schwankungen um einen einheitlichen Mittelwert anzusehen. Hierunter fallen 2 Gruppen von Beobachtungen, die aber im Grunde die gleiche Erscheinung betreffen. Es ist dies erstens die Feststellung, daß einzelne Loci mit den Komplexen in einer Kombination, meist in ihrer Stammart, fast absolute Koppelung zeigen, während sie in anderen Bastarden einen deutlich meßbaren Austausch erkennen lassen. Zweitens findet es sich, daß eine bestimmte Strecke zwischen 2 Loci in verschiedenen Bastarden ein crossing-over in unterschiedlicher Höhe aufweisen kann. Diese Erscheinung wurde zuerst von Oehlkers (1940) an der Koppelung *P–s* untersucht und von Renner (1942) ebenfalls diskutiert. Aus den Befunden der vorliegenden Arbeit läßt sich aber feststellen, daß die Strecke *P–s* nicht mehr die einzige ist, auf der diese Schwankungen auftreten. Für die crossing-over-Werte zwischen anderen Loci, z. B. *s–fr*, sind die Ausschläge weit größer. Für alle anderen Gene gilt, daß sie in den heterozygoten

Arten absolute Koppelung oder sehr geringen Austausch zeigen, während in den Bastarden alle Werte von 0—50% zu finden sind. Um für eine zusammenfassende Besprechung die Übersicht zu erleichtern, sind einige dieser Fälle, und zwar nur diejenigen, für die die Erscheinung deutlich erfaßt werden konnte, in der Tabelle 7 dargestellt.

Es liegt zunächst nahe, für derartige Schwankungen im crossing-over-Wert eine veränderte Chiasmenhäufigkeit in den verschiedenen Komplexkombinationen verantwortlich zu machen. Hierzu wurde jedoch bereits von OEHLKERS und Mitarbeitern in den Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis festgestellt, daß die Arten und Bastarde von *Oenothera* sich in bezug auf die Häufigkeit der Endbindungen unter den Bedingungen der Feldkultur nur wenig voneinander unterscheiden (OEHLKERS 1940 und früher, HASELWARTER 1937). Die von JAPHA (1939) gegebenen Auszählungen beziehen sich nicht auf Fixierungen unter vollständig vergleichbaren äußeren Bedingungen, so daß sie hier nicht berücksichtigt werden können. Eine veränderte Gesamthäufigkeit der Chiasmen kann also nicht die Ursache für die wechselnde Höhe des crossing-over sein.

Tabelle 7. *Schwankungen der crossing-over-Werte in verschiedenen Komplexkombinationen.*

Nr.	Strecke	Komplexkombination	crossing-over
1	*car*-Translokationspunkt	*deprimens · stringens = Oe. strigosa*	nicht beobachtet
		deprimens · flavens	möglich
2	*let*$_{fl}$-Translokationspunkt	*ˢalbicans · flavens = Oe. suaveolens*	äußerst selten, 0,1%
		flavens · velans	mehrfach beobachtet unter 382 Pflanzen
3	*ster*-Translokationspunkt	*gaudens · velans = Oe. Lamarkkiana brevistylis* Freiburg	0%
		ʰHookeri · velans	34%
4	*s*-Translokationspunkt	*ᵇalbicans · rubens = Oe. biennis*	sehr gering, weit unter 0,1%
		ˢalbicans · flavens = Oe. suaveolens	sehr gering, weit unter 0,1%
		flavens · ʰHookeri	viel häufiger, sicher über 1%. Im hier bearbeiteten Material mehrfach beobachtet.
		flavens · velans	
		flavens · ʰfranciscana	
		ʰHookeri · stringens	
5	*na–s*	*ˢalbicans · flavens = Oe. suaveolens*	0%
		flavens · velans	22%
6	*br–ster*	*gaudens · velans = Oe. Lamarkkiana brevistylis* Freiburg	50%
		ʰHookeri · velans	34%
7	*str–P*	*gaudens · velans = Oe. Lamarkkiana*	äußerst selten
		flavens · velans	2,9%
8	*s–fr*	*flavens · stringens*	49%
		flavens · deprimens · stringens	43,7%
		ʰHookeri · stringens	7,7%
9	*ano-un*	*ˢalbicans · flavens*	0%
		flavens · ʰHookeri	häufig
10	*s–P*	vgl. die Tabellen bei OEHLKERS (1940) und JAPHA (1939)	0—4,2%

In einigen Fällen wurde bei Bastarden eine etwas geringere Chiasmenhäufigkeit gezählt als bei den reinen Arten (*flavens* · ^{h}*Hookeri* im Vergleich mit *Oe. Hookeri*). Dies könnte aber höchstens ein Absinken des crossing-over nach Bastardierung zur Folge haben, nicht ein Ansteigen, wie es meistens beobachtet wurde. Es muß also angenommen werden, was auch schon im Abschnitt über das crossing-over zum Ausdruck gebracht wurde, daß in den verschiedenen Komplexkombinationen die Chromosomenteile, die der Chiasmenbildung und damit einem Stückaustausch zugänglich sind, nicht überall die gleiche Größe haben. Dadurch wiederum wird es nahegelegt, im zytologischen Verhalten der *Oenotheren* nach einer Erklärung für die genetischen Befunde zu suchen.

Ein Versuch hierzu wurde bereits von DARLINGTON (1937) unternommen, der die bei reziproken Translokationen entstehenden differentiellen und interstitiellen Segmente und ihr besonderes Verhalten bei der Chiasmenbildung zur Erklärung für die Unterschiede im crossing-over verschiedener Komplexkombinationen heranzog. Bei einem euchromatischen Objekt wäre diese Deutung der Befunde zweifellos möglich, bei *Oenothera* ist jedoch zu beachten, daß durch die nachgewiesene Lage der Translokationspunkte im Heterochromatin auch die Chromosomenstücke zwischen diesen und der Kommissur sowie zwischen 2 Translokationsstellen alle heterochromatisch sind, also für crossing-over-Vorgänge unberücksichtigt bleiben können (MARQUARDT 1937, JAPHA 1939). Die sicher vorhandenen Unterschiede zwischen einzelnen Bastarden in bezug auf das Vorkommen und die Ausdehnung der differentiellen und interstitiellen Segmente können sich daher nicht auf das crossing-over zwischen 2 Loci auswirken.

An weiteren Besonderheiten der *Oenotheren*-Chromosomen ist ihre partiell-heterochromatische Struktur zu beachten. Sie bestehen alle aus einem heterochromatischen Mittelstück mit 2 euchromatischen Enden. Nur in den letzteren können sich Chiasmen bilden, ein Austausch im Heterochromatin gehört dagegen zu den nur in Ausnahmefällen zur Beobachtung gelangenden Seltenheiten (MARQUARDT 1937, JAPHA 1939). Von diesen Gegebenheiten ausgehend, ist es möglich, eine Hypothese aufzustellen, die auf den zytologischen Beobachtungen aufbaut und es ermöglicht, eine Erklärung für das Schwanken der crossing-over-Werte bei *Oenothera* zu geben.

Wenn gefunden wird, daß zwischen 2 Loci einmal ein Austausch möglich ist, in anderen Kombinationen dagegen keiner gefunden wurde und nach der Lokalisation beider Loci in verschiedenen Chromosomenschenkeln außerdem bekannt ist, daß die betrachtete Strecke Heterochromatin enthält, so liegt es nahe, daraus zu folgern, daß die Grenze zwischen Hetero- und Euchromatin nicht eindeutig festgelegt ist, sondern daß es Chromatinteile gibt, die in einem Komplex zur heterochromatischen Region gehören, im anderen dagegen als Euchromatin ausgebildet sind. Wenn 2 solche differierende Komplexe durch Bastardierung zusammentreffen, kann als Folge dieser Strukturheterozygotie eine Euchromatisierung des heterochromatischen Chromosomenteils desjenigen Komplexes erfolgen, der die größere Ausdehnung des Heterochromatins besitzt. Beide Komplexe sind dann gleich strukturiert in bezug auf die Ausdehnung der beiden verschiedenen Chromatinbezirke. In diesem euchromatisierten Teil können dann Chiasmen gebildet werden, als deren genetische Folge eine Er-

höhung des crossing-over auf den Strecken, die dieses Chromosomenstück umfassen, beobachtet wird.

Daß eine solche Umwandlung erfolgen kann, wird durch die Beobachtungen von Marquardt (1937) und Japha (1939) an heteromorphen Bivalenten in *flavens*-Kreuzungen nahegelegt. Die Unterschiede zwischen den beiden Chromosomen dieses Bivalents sind zwar in jedem der betreffenden Bastarde vorhanden, aber nur in wenigen PMZ aufweisbar, während in den übrigen die Längendifferenzen zwischen den euchromatischen Teilen der beiden Chromosomen ausgeglichen sind. Eine andere von Japha angeführte Tatsache ist die, daß in *stringens*-Verbindungen die sonst bei *Oenothera* stark ausgeprägten färberischen Differenzen zwischen Eu- und Heterochromatin fast vollständig verschwinden.

Diese Befunde an *Oenothera* werden gestützt durch Beobachtungen an anderen Objekten. Bei Orthopteren bemerkte Darlington (1941, zitiert nach 1947) die Allocyclie bestimmter Chromosomenteile, die in einer Art, einem Geschlecht oder einem Gewebe heterochromatisch, im anderen euchromatisch sind. Ähnliche Veränderungen wurden auch an Polyploiden gesehen. Auch die Beobachtungen an Pflanzen (*Fritillaria*, Darlington 1947; *Impatiens*, Smith 1938) zeigen, daß Differenzen in der heterochromatischen Struktur zwischen Rassen und Arten der gleichen Gattung möglich sind. Die gegenseitige Beeinflussung verschieden strukturierter Chromosomenstücke im Sinne einer Euchromatisierung kleiner heterochromatischer Segmente wurde bei *Drosophila* in Untersuchungen an der *sc*-8-Inversion festgestellt (Prokofiewa-Belgovskaja 1947) und in den an Speicheldrüsenchromosomen beobachtet. Sie betrifft hier aber nur eine so kurze Strecke, daß bei der durch die Kreuzungsergebnisse berechtigten Annahme einer gleichartigen Veränderung in den Gonotokonten eine wesentliche Beeinflussung der Chiasmenhäufigkeit hierdurch nicht erwartet werden kann. Wenn bei *Oenothera* ein ähnlicher Mechanismus angenommen werden soll, so muß sich die Umwandlung in einer ganz anderen Größenordnung vollziehen als bei dem bisher genauer analysierten *Drosophila*-Fall. Der Vergleich mit anderen Untersuchungen zeigt aber, daß die Hypothese einer labilen Grenze zwischen Eu- und Heterochromatin, die zur Deutung der Befunde herangezogen wurde, nicht grundsätzlich unmöglich ist, sondern an anderen, zytologisch besser zugänglichen Objekten bereits realisiert ist.

e) Gonenkonkurrenz. 1. Embryosack. Das Vorkommen von Gonenkonkurrenz ist bei *Oenothera* bereits lange bekannt und wurde für den Embryosack wie für den Pollenschlauch von Renner (1921, 1940) zuerst untersucht. Auch in allen hier behandelten Kreuzungen ergaben sich größere Verschiebungen der erwarteten Zahlenverhältnisse, die durch die Wirkung von Gonenkonkurrenzfaktoren erklärt werden müssen. Für die Verhältnisse im Embryosack beziehen sich die bisherigen Angaben fast ausschließlich auf den Einfluß ganzer Komplexe, über die Wirkung einzelner Gene auf die Konkurrenz wurden erst wenige Untersuchungen ausgeführt. In den eigenen Kreuzungen kann zunächst für die Konkurrenz ganzer Komplexe um den Embryosack ein bereits bekannter Befund bestätigt werden.

Der Komplex *gaudens* ist gegenüber *h Hookeri* derart unterlegen, daß er nur in Ausnahmefällen in der Eizelle vorkommt (Renner 1925). Einzelne Gene können ausgetauscht werden und passieren dann in größerer Häufigkeit die Eizelle. Es kann an Hand des vorliegenden

Materials nicht festgestellt werden, ob der hemmende Einfluß von einem bestimmten Locus ausgeht, der sehr dicht an einem Translokationspunkt liegt und daher fast absolute Koppelung mit dem Komplex zeigt, oder ob mehrere Loci vorhanden sind, die unabhängig voneinander oder im Zusammenwirken die Konkurrenzfähigkeit von *gaudens* gegenüber *hHookeri* herabsetzen.

In anderen Kombinationen läßt sich dagegen etwas über den Einfluß ganzer Chromosomen auf die Gonenkonkurrenz aussagen.

An den Bastarden von *stringens* mit *flavens* und *hHookeri* wurde festgestellt, daß die *stringens*-Chromosomen 5 · 14 und 6 · 13 nie in die Eizelle gelangen. Es ist wahrscheinlich, daß auch hier Konkurrenzfaktoren vorliegen. Wegen des vollständigen Fehlens in allen untersuchten Verbindungen kann aber die Wirkung von gonischen oder gametischen Letalfaktoren nicht ausgeschlossen werden. Auch von den *stringens*-Chromosomen 1 · 4 und 2 · 3 geht ein Einfluß aus, der sich gegenüber *hHookeri*, nicht aber gegenüber *flavens* bemerkbar macht in der Weise, daß ihre Häufigkeit in der Eizelle geringer ist als der Erwartung 1:1 entspricht. Die Unterlegenheit der *stringens*-Ringchromosomen 1 · 4, 2 · 3 in der Konkurrenz um den Embryosack in *hHookeri* · *stringens* kann auf der Wirkung von im Chromosom 1 · 4 gelegenen Faktoren beruhen, denn in *flavens* · *stringens* wurde durch die normale Spaltung für $s/+^s$ für *stringens* 2 · 3 nachgewiesen, daß gegenüber *flavens* 2 · 3 keine Konkurrenz besteht. Dem Chromosom 1 · 4 konnten in dieser Komplexkombination keine Gene zugewiesen werden, es ist also nicht möglich zu entscheiden, ob auch dieses *stringens*-Chromosom in der Eizelle ebenso häufig vertreten ist, wie sein Partner aus *flavens*. Hier könnten entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Bildung des Embryosacks in der F_1 von *hHookeri* · *stringens* und *flavens* · *stringens* vielleicht Aufschluß geben.

Die Feststellung, daß in mehreren Chromosomen von *stringens* Faktoren vorhanden sind, die in verschiedener Stärke auf die Gonenkonkurrenz im Embryosack einwirken, ist eine Bestätigung der Vermutung, die schon bei der Bearbeitung der metaklinen *stringens* · *flavens*-Bastarde ausgesprochen wurde (OEHLKERS und HARTE 1942). Am Komplex *stringens* müssen mehrere Veränderungen vor sich gehen, bevor dieser in der Eizelle auftreten kann, weil von verschiedenen Chromosomen ein Einfluß ausgeht, der die Konkurrenzfähigkeit des Komplexes herabsetzt. Als eine davon wurde der Austausch im *fr*-enthaltenden Chromosomenende nachgewiesen. Außerdem ergibt sich hier, daß auch die Chromosomen 5 · 14, 6 · 13 verändert werden müssen, wahrscheinlich durch crossing-over, bevor sie in der Eizelle auftreten können. Diese Feststellung besagt also, daß *stringens* mehrere Faktoren enthält, die seine Konkurrenzfähigkeit um die Bildung des Embryosacks herabsetzen. Diese sind auch isoliert wirksam, so daß sich ihr Einfluß schon an den einzelnen Chromosomen bemerkbar macht. Im ursprünglichen Komplex summiert sich ihre Wirkung. Einen Parallelfall hierzu fand RENNER (1933) bei *rigens*, wo schon Teile dieses Komplexes bei Einlagerung in einen anderen Komplex den Betreffenden polleninaktiv machen.

Über die Wirkung einzelner Gene auf die Gonenkonkurrenz im Embryosack ist bisher nur wenig bekannt. Die eigenen Untersuchungen ergaben hierzu einige weitere Einsichten.

EMERSON (1931) bemerkt, daß die zu geringe Anzahl der *sulfurea*-Individuen in seinen *franciscana*-Kreuzungen auf Gonenkonkurrenz zurückzuführen sei, ohne aber näher auf die Ursachen einzugehen. Einige Angaben über den Einfluß von *r/R* im Zusammenwirken mit *rigens* und *rubens* finden sich bei LANGENDORF (1928).

Die Analyse der Kreuzungsergebnisse zeigt, daß der Ausfall der *stringens*-Chromosomen (1 · 4, 2 · 3) in den Eizellen in Kombination mit *hHookeri* größer ist als mit *hHookeri sulfurea*. Durch die Anwesenheit des Allels *s* in *hHookeri* wird also die Überlegenheit dieses Komplexes vermindert und Gonen mit den *stringens*-Chromosomen gelangen häufiger zur Bildung des

Embryosacks. In *flavens* · ^{h}*Hookeri*, wo ebenfalls Heterozygotie für $s/+^{s}$ vorliegt, ergab sich eine geringe Unterlegenheit der *flavens*-Chromosomen (1 · 4, 2 · 3) gegenüber den *Hookeri*-Chromosomen (1 · 2, 3 · 4) in der Eizelle, die in *flavens* · ^{h}*franciscana* noch stärker ausgeprägt ist.

Da in allen Fällen die verminderte Konkurrenzfähigkeit eines Komplexes bzw. einzelner Chromosomen mit der Anwesenheit von *s* zusammengeht, kann zunächst angenommen werden, daß der Einfluß von diesem Allel ausgeht. In *flavens* · *velans* sind die Chromosomenenden beider Komplexe gleich häufig in der Eizelle vertreten. Über die Verhältnisse in einer Kombination *flavens*–$+^{s}$ · *velans*–$+^{s}$ ist allerdings nichts bekannt, so daß keine Aussage möglich ist darüber, ob dort etwa der *flavens*-Anteil bevorzugt würde. Dies würde darauf hindeuten, daß die hemmenden Einflüsse von *velans* und *s* etwa gleich stark sind und sich die durch diese genetische Konstitution bedingte Unterlegenheit gegenseitig soweit aufheben kann, daß 2 „benachteiligte" Komplexe als Antagonisten gleich konkurrenzfähig sind. Die gleichen Überlegungen gelten für *flavens* · *gaudens* und lassen sich ebenfalls auf einige frühere Befunde in der Literatur anwenden.

Auch die Beobachtungen von Oehlkers (1933) an ^{b}*albicans* · *velans* sind in dieser Weise zu deuten. Die Rückkreuzung mit *flavens-s* $+^{P}$ auf den Bastard ♀ ergibt ein deutliches Überwiegen der $+^{s}$-Eizellen. Oehlkers fand ein Verhältnis von 1596 gelb : 542 *sulfurea*. Es kann allerdings nicht entschieden werden, ob der Einfluß von *s* oder von dem *s-tragenden* Komplex (*albicans*) ausgeht. In Zusammenhang mit den Befunden von Emerson (1931) läßt sich jetzt darüber mehr aussagen. Aus seinen Tabellen lassen sich weitere Schlüsse über das Zusammenwirken von *s* und den Komplexen ziehen. Dabei ist deutlich zu ersehen, daß *s* gegenüber $+^{s}$ in der Eizelle viel seltener ist, auch in einer fast homozygotischen Elternpflanze (^{h}*franciscana* · ^{h}*franciscana*), so daß hier der Einfluß von anderen Genen als Ursache der Unterlegenheit sicher ausgeschlossen werden kann. Andererseits überwiegt der Komplex *sulfurens* in der Eizelle über ^{h}*franciscana-s–d*, dagegen nicht über ^{h}*franciscana*. Dies heißt aber, daß *sulfurens* an sich gegenüber ^{h}*franciscana* in der Konkurrenz um den Embryosack überlegen ist. Durch die Anwesenheit von $+^{s}$ in ^{h}*franciscana* wird diese Überlegenheit ausgeglichen, macht sich aber bemerkbar, sobald *s* in beiden Komplexen vorhanden ist.

Im ganzen ergibt sich, daß das Allel *s* auf die Fähigkeit der es enthaltenden Gonen, gegen die Konkurrenz einer anderen den Embryosack zu bilden, einen hemmenden Einfluß ausübt. Dieser ist so stark, daß ein an sich überlegener Komplex dadurch gegenüber dem Antagonisten gleichwertig wird oder sogar unterliegen kann.

In gleicher Richtung liegen die Befunde von Kappert (1929) an *Linum*, wonach an sich die Gonen mit *B* und *b* gleichwertig sind. Die Anwesenheit des Faktors *C* verursacht aber, daß *b* benachteiligt wird und seltener in den Eizellen auftritt als *B*. Ähnlich können noch andere Störungsfaktoren außer *C* wirken.

2. Pollenschlauch. Die Konkurrenzerscheinungen, die durch verschieden schnelles Wachstum genetisch differenter Pollenschläuche zustande kommen, sind genauer bearbeitet. Hier wurde schon früh der Einfluß einzelner Gene untersucht (*Co* bei Langendorf 1928). Auch über das Zusammenwirken mehrerer Anlagen auf das Wachstum der Pollenschläuche ist durch die Untersuchungen von Hiorth (1926) an rotnerviger *Oe. Lamarckiana* einiges bekannt. *R* ist hier gegen *r* überlegen und *velans* gegen *gaudens*. Die Wirkung von *R* und *velans* kann sich addieren. In Kombination mit *gaudens* ist dagegen die Wirkung von *R* verändert, so daß Pollenschläuche der Konstitution *R-gaudens* am langsamsten wachsen. Für $s/+^{s}$ war bereits seit langem bekannt, daß davon ein Einfluß auf das Pollenschlauchwachstum ausgeht (Emerson 1931). Die Unterlegenheit von

s gegenüber $+^s$ ist auch hier in allen Komplexkombinationen zu finden. Eine gleiche hemmende Wirkung wurde für *fr* nachgewiesen und hierin die Erklärung für den Ausfall an Pollensterilen in manchen Kreuzungen, insbesondere in Rückkreuzungen mit *hHookeri · stringens*, gefunden. Auch der früher von OEHLKERS (1926) festgestellte Ausfall an Pollensterilen in Rückkreuzungen mit *velans · stringens* dürfte so zu erklären sein. Für das Zusammenwirken von *s* und *fr* bei der Pollenschlauchkonkurrenz ergaben sich ebenfalls einige Hinweise. Auffallend ist, daß in *flavens · stringens* im *suaveolens*-Plasma bisher keinerlei Auswirkungen einer Pollenschlauchkonkurrenz gefunden wurden (vgl. Spaltungszahlen bei OEHLKERS 1926 und HARTE 1942). Sowohl *fr* wie *s* zeigen hier normale Spaltungsverhältnisse. In *flavens-deprimens · stringens* im *strigosa*-Plasma zeigt sich dagegen der Ausfall an *sulfurea*-Individuen durch Pollenschlauchkonkurrenz, der jedoch wesentlich geringer ist als in allen anderen Kombinationen. Im Pollenschlauch in *hHookeri-sulfurea · stringens* ist die Unterlegenheit von *hHookeri* $+^{fr}$ *s* gegen *stringens fr* $+^s$ beinahe aufgehoben, die Pollenschläuche mit *stringens*-Chromosomen (1 · 4, 2 · 3) gelangen fast gleich häufig zur Befruchtung wie die mit *Hookeri*-Chromosomen (1 · 2, 3 · 4). Es läßt sich also feststellen, daß die Verlangsamung des Pollenschlauchwachstums, die durch *s* und *fr* hervorgerufen wird, etwa gleich groß ist. Die Wirkung beider kann sich addieren. $+^s+^{fr}$-Pollenschläuche sind den Einfachrezessiven überlegen, die Kombination *s–fr* ist dagegen so stark benachteiligt, daß Pollenschläuche dieser Konstitution auch in dem großen Material, das von *hHookeri sulfurea · stringens* untersucht wurde, nicht zur Befruchtung gelangten. Im Zusammenhang hiermit werden auch einzelne Abweichungen verständlich, die früher in Nachkommenschaften von *flavens · stringens* gefunden wurden, wo in Rückkreuzungen auf *sulfurea*-sterile Pflanzen in einigen Fällen die Klasse der Doppeltrezessiven in etwas zu geringer relativer Häufigkeit auftrat (HARTE 1942). Auch in dieser Komplexkombination ist also der Einfluß festzustellen, wenn auch nur vereinzelt und in weit geringerem Ausmaß als in *hHookeri · stringens*. Es ergaben sich keine Anhaltspunkte dafür, daß auch von *sterilis*, dem anderen Pollensterilitätsgen, ein solcher Einfluß ausgeht.

Die Feststellung, daß außer *s* noch ein weiteres Gen, das am Diplonten phänotypisch feststellbare Wirkungen zeigt, auf das Pollenschlauchwachstum einwirkt und der Nachweis, daß *s* und wahrscheinlich auch *fr* ebenfalls an der Konkurrenz um den Embryosack beteiligt sind, läßt vermuten, daß bei *Oenothera* die Gonenkonkurrenz viel weiter verbreitet ist als bisher angenommen wurde. Für die Unterschiede in der Stärke der Konkurrenzerscheinungen in verschiedenen Kreuzungen kann vorläufig keine Erklärung gegeben werden.

IV. Weitere genetische Probleme.

a) Polymerie. 1. Methode. Vor der Darstellung und der Diskussion der Befunde über die Polymerie bei *Oenothera* ist es nötig, auf die Methode einzugehen, nach der diese Ergebnisse gewonnen wurden. Diese wurde bereits an einigen Stellen der Beschreibung von Spaltungen und Merkmalen erwähnt, aber wegen der Besonderheiten des Materials, die die Anwendung der üblichen Methoden erschwerten, ist eine zusammenfassende Besprechung angebracht. Für die Untersuchung von Spaltungen, die derart von einem normalen unifaktoriellen

Verhältnis abweichen, daß die Einwirkung mehrerer Gene angenommen werden muß, sind bisher verschiedene Arbeitsweisen verwendet worden. Alle setzen aber das Vorliegen ungestörter Spaltungen eines jeden Einzelfaktors voraus. Außerdem müssen die einzelnen Gene frei rekombinierbar sein, d. h. es dürfen keine Koppelungen zwischen ihnen vorliegen.

Am besten bekannt ist die Methode, die aus der Feststellung der relativen Häufigkeit der Mehrfachrezessiven auf die Anzahl der auf das Merkmal einwirkenden Gene schließt. Diese wurde unter anderem bei den Untersuchungen über die Farbfaktoren des Weizens benutzt (Nillson-Ehle). Hierzu müssen sehr große Individuenzahlen untersucht werden, wie dies fast nur bei Endosperm- oder Keimlingsmerkmalen möglich ist. Außerdem ist sie nur anwendbar, wenn in allen beteiligten Genen gleiche Dominanzverhältnisse herrschen, also immer das Allel, das auf eine bestimmte Ausbildung des Merkmals hinwirkt, rezessiv ist, d. h. es müssen Spaltungsverhältnisse von 15:1 (bei 2 Genen), 63:1 (bei 3 Genen) oder 123:1 (bei 4 Genen) usw. erwartet werden können. Sobald jedoch für die gleiche Ausgestaltung des Merkmals in einem Gen ein rezessives, in einem weiteren ein dominantes Allel vorhanden ist, ergeben sich andere, hiervon abweichende Spaltungserwartungen. Diese können, da die Anzahl der beteiligten Gene und die Wirkungsweise der Allele zunächst unbekannt sind, nicht vorausgesagt werden. Es ist daher kein Vergleich der gefundenen Häufigkeiten mit theoretischen Zahlen möglich und infolgedessen können auch keine Rückschlüsse aus den Spaltungszahlen auf die Anzahl der Gene vorgenommen werden. Auch wenn die Dominanz in allen Genen in gleicher Richtung wirkt, wird die Methode dann unbrauchbar, wenn durch irgendwelche Einflüsse die Spaltungszahlen der Einzelgene verschoben werden. Als solche sind bei *Oenothera* vor allem die Gonenkonkurrenz zu beachten. Vollkommen unübersichtlich und damit für die Methode unzugänglich werden die Spaltungen, wenn mit Koppelungen gerechnet werden muß. Hier können Einfluß haben: 1. die Koppelung eines Gens für das zu untersuchende Merkmal mit 1 oder 2 balanzierten Letalfaktoren (Beispiel: Form der Kelchblattspitzen), 2. die Koppelung eines Grundgens mit einem Modifikator (*P–str*) oder 3. die Koppelung von 2 Genen für das gleiche Merkmal derart, daß entweder in derselben Richtung oder antagonistisch wirkende Allele zusammenliegen. In allen 3 Fällen können schon bifaktorielle Spaltungen so kompliziert werden, daß eine Feststellung der Genzahl auf dem üblichen Wege unmöglich wird. Wie die Beispiele zeigen, sind alle Möglichkeiten im untersuchten Material verwirklicht, so daß die Methode in keinem Fall anwendbar war.

Für quantitative Merkmale lassen sich aus der F_2 noch Rückschlüsse ziehen durch Vergleich der Variabilität mehrerer Generationen. Wenn neue Formen auftreten, die Variabilität also größer wird und über die F_1 und die Differenzen zwischen den Elternformen hinausgreift, kann dies als Beweis angesehen werden dafür, daß mehrere Gene vorhanden sind, von denen jede Elternform antagonistisch wirkende Allele enthält. Ist die Variationsbreite der F_2 dagegen zwar größer als in der F_1, erreichen die Extremformen die Eltern aber nicht, so muß auch diese Erscheinung als Nachweis der Polymerie gelten. Angewendet wurde diese Methode bei der Untersuchung der Zeichnungsmuster von *Peromyscus* (Sumner, zit. nach Dobzhansky 1947). Im ersteren Fall führt die Untersuchung bei normalen Spaltungsverhältnissen auf die Methode von Nillson-Ehle zurück und kann damit auch Aufschluß über die Anzahl der beteiligten Gene geben, im zweiten ist dagegen eine Aussage hierüber meist unmöglich. Bei einigen Merkmalen konnten mit diesem Vorgehen auch hier Feststellungen gemacht werden (Behaarung, Verzweigungsform, Wuchshöhe), die aber nur die Aussage erlauben, daß Polymerie vorliegt, ohne irgendwelche Anhaltspunkte für die Genzahl zu geben.

Eine dritte, häufig gebrauchte Methode, die auch von Tedin (1925) für die *Camelina*-Untersuchungen benutzt wurde, ist die Aufzucht von F_1-Familien, die durch Selbstung möglichst vieler F_2-Pflanzen gewonnen werden. Bei genügend großer Anzahl dieser Aufzuchten werden einzelne gefunden werden, die in der Spaltung für ein bestimmtes Merkmal der F_2 gleichen, während andere deutlich übersehbare unifaktorielle Spaltungen zeigen werden, die die Wirkungsweise einzelner Gene erkennen lassen; endlich noch andere, die nichtspaltend sind und phänotypisch der F_2-Mutterpflanze ähneln. Aus der relativen Häufigkeit dieser homozygoten Formen kann dann die Anzahl der beteiligten Gene erschlossen werden. Zu beachten sind dabei allerdings Komplikationen, die durch Epistasie

einzelner Gene auftreten können, wodurch eine größere Anzahl von Homozygoten vorgetäuscht wird, als tatsächlich vorhanden ist. Auch hier gelten die Einschränkungen, die für die erste Methode genannt wurden, nämlich daß die Ergebnisse nicht exakt sind, sobald irgendwelche Störungen der Spaltungen vorliegen. Bei *Oenothera* ist der Weg im allgemeinen aus arbeitstechnischen Gründen nicht gangbar. In den vereinzelten Fällen, in denen F_3-Familien aufgezogen werden konnten, gaben diese immerhin einige Anhaltspunkte, vor allem für die Wirkungsweise einzelner Gene auf polymer bedingte Merkmale (Hypanthiumfärbung, Kapselstreifung).

Die Ergebnisse über die polymere Bedingtheit einzelner Merkmale wurden in dieser Arbeit durch kombinierte Anwendung aller genannter Methoden gewonnen, zusammen mit eigenen Überlegungen über die Koppelungsgruppen bei *Oenothera*. Für alle Merkmale, die eine über die Elternformen hinausgehende Variabilität aufwiesen, mußte ohne weiteres Polymerie angenommen werden Eine Reihe weiterer Merkmale erlaubten aus der Anzahl der in der F_2 auftretenden verschiedenen Typen schon ohne Berücksichtigung ihrer relativen Häufigkeit Rückschlüsse auf die Mindestzahl der beteiligten Gene, z B. Blütengröße, Blattbreite, Anthozyanverteilung, Knospenfarbe. Die F_1R-Daten wiesen durch das Auftreten von mehr als 2 Formen oder durch Spaltung in den Rückkreuzungen mit beiden Eltern auf weitere Fälle hin (Form der Knospenspitzen, Blattzähnung). Als letztes ergaben die Untersuchungen der Korrelationen zwischen den Merkmalen, die zur Aufstellung der Koppelungsgruppen führten, daß vielfach Gene, die auf ein Merkmal einwirken, auf mehrere Koppelungsgruppen verteilt sind, z. B. für Knospenfarbe, Hypanthiumfärbung, Form der Knospenspitzen, Blütengröße, Blattbreite. Auf diese Weise wurden zwar keine neuen Merkmale als polymer bedingt erkannt, die nicht schon durch eine der zuerst genannten Methoden als solche festgestellt waren, aber in einigen Fällen konnten nähere Angaben über die Mindestzahl der beteiligten Faktoren gemacht werden.

Zusammengefaßt ist das Ergebnis dieses, daß die üblichen Methoden der Polymerieuntersuchungen für das vorliegende Material von *Oenothera* nicht anwendbar sind. Trotzdem konnte aber auf Grund der F_2-Daten zu einigen Erkenntnissen über die Vererbungsweise mehrerer Merkmale gelangt werden. Von vornherein mußte allerdings darauf verzichtet werden, die genaue Anzahl der an der Ausgestaltung eines bestimmten Merkmals beteiligten Gene festzustellen. Wichtig war zunächst die Entscheidung über unifaktorielle Bedingtheit oder Polymerie und dann die Feststellung der Mindestzahl an Genen, die für das jeweils untersuchte Merkmal in Frage kommen. Diese Einschränkung war um so leichter zu treffen, als es hier nicht darauf ankam, die Wirkungsweise polymerer Faktoren zu untersuchen, sondern die Vererbungsweise bei *Oenothera* soweit zu klären, daß eine möglichst weitgehende Angleichung dieses Objekts an Untersuchungen mit anderem Material erreicht werden kann.

2. Ergebnisse. Die Betrachtungen der Zusammenhänge zwischen den Genen von *Oenothera* und den durch sie veränderten Merkmalen ergaben, daß nur sehr wenige unifaktoriell spaltende Gene vorhanden sind, während fast alle Eigenschaften durch mehrere, oft sogar durch viele Gene beeinflußt werden. Am deutlichsten zeigte sich dies bei der Anthozyanbildung im ganzen und auch für die Ausfärbung jedes einzelnen Organs. Für Merkmale wie Wuchshöhe, Verzweigungsform, Blütengröße, Behaarung usw. ließ sich überall Polymerie nachweisen. Die ersten Angaben über polygene Spaltungen bei *Oenothera* wurden von OEHLKERS (1921) gemacht auf Grund seiner *Oe. Cockerelli*-Kreuzungen. Hier ergaben mehrere Merkmale (Hypanthiumlänge, Gipfeldrehung)

unklare Spaltungsverhältnisse, die nur als polymere Vererbung zu deuten sind. Auch Eigenschaften wie Blattbreite und Blütengröße sind hier von mehreren Genen abhängig. Diese Feststellung ist wichtig, weil bei *Oenothera* wiederholt multiple Allelie als einzige Erklärung für die Vielförmigkeit solcher Merkmalsgestaltungen angeführt wurde, insbesondere für Blattbreite, Blütengröße und Kelchblattstreifung. Wie aber die Ausführungen über die Anthozyanbildung zeigen werden, kann multiple Allelie nicht einmal dort als alleinige Ursache für die Vielfalt der Formen angesehen werden. Die gleichen Überlegungen gelten auch für die übrigen Merkmale. Für die Blütengröße muß außer den Allelen der *Co*-Reihe noch die Einwirkung weiterer Gene angenommen werden, in Übereinstimmung mit den oben angeführten Befunden von Oehlkers (1921). Die weiteren Modifikationsmöglichkeiten der Blütengröße sind durch die Wirkung polymerer Faktoren zu erklären, deren Vorhandensein in verschiedenen Koppelungsgruppen aufgezeigt wurde. Mit diesen Feststellungen sind bei *Oenothera* die gleichen Verhältnisse nachgewiesen, wie sie bisher schon bei vielen anderen Artbastarden gefunden wurden (vgl. Abschnitt D II a).

Polymerie der Anthozyanbildung ist bei allen genetisch eingehender untersuchten Objekten vorhanden (Mais, *Antirrhinum*). Das bekannteste Beispiel ist die polymere Spaltung der *Epilobium*-Kreuzungen. Für Farb- und Wuchsmerkmale tritt eine kontinuierliche Variabilität innerhalb der F_2 auf, so wie sie bei *Oenothera* etwa für Wuchshöhe oder Blattbreite gefunden wurde. In den Aufzuchten, in denen reziprok verschiedene Entwicklungshemmungen in Erscheinung treten, zeigt sich, daß auch für die Hemmungsgene Polymerie nachweisbar ist. Eine Beeinflussung der Wuchsform und anderer Merkmale durch viele Gene wurde auch von Oehlkers (1940) bei *Streptocarpus* gefunden. Clausen (1930) berichtete über *Viola*-Bastarde mit polymerer Bedingtheit der Blütenfärbung, wobei mehrere Grundgene für Farbstoffbildung vorhanden sind. Bei *Canna* ist die Blattfärbung polymer beeinflußt. Die Verhältnisse werden dadurch kompliziert, daß einer der Grundfaktoren mit einem Modifikator gekoppelt ist (Honing 1939). Brieger (1928) folgert aus den *Nicotiana*-Artkreuzungen, daß keines der analysierten Merkmale eine unifaktorielle Spaltung zeigt. Vielmehr treten bei allen so viele Zwischenformen auf, daß diese nur durch Polymerie erklärlich sind. Teilweise betrifft es hier die gleichen Merkmale wie bei *Oenothera*, nämlich Blütengröße, Blattform und Griffellänge. In den *Begonia*-Kreuzungen von Villerts (1937) trat in der F_2 eine bunte Spaltung auf, ebenso nach Bastardierung von *Origanum*-Arten, an denen Anthozyanbildung und Behaarung untersucht wurden (Appl 1928). Polymerie der Wuchshöhe wurde bei *Pisum* festgestellt (de Haan 1934). Den am besten untersuchten Fall führt Tedin (1925) in seinen *Camelina*-Studien an. Bei der Kreuzung mehrerer Biotypen, die sich in vielen Einzelheiten unterscheiden, ergab sich, daß alle Rassenunterschiede polymer bedingt sind. Vor allem betrifft dies Wuchshöhe, Behaarung sowie Form und Größe der Schoten.

Diese Liste ließe sich beliebig verlängern, sie zeigt aber auch schon so, daß bei Artbastarden, wie sie ebenfalls in den *Oenothera*-Kreuzungen vorliegen, überall die gleichen Verhältnisse angetroffen werden. Vor allem für allgemeine Gestaltungsmerkmale und die Färbung ist polymere Spaltung die Regel. Schon nahe verwandte Formen unterscheiden sich in vielen Genen, die auf Wuchs, Behaarung, Stärke der Farbstoffbildung usw. einwirken, so daß nach Kreuzung in den Folgegenerationen nur selten „normale" Spaltungen angetroffen werden. Unifaktorielle Vererbung findet sich meist nur für stark abweichende Merkmale, die fast schon als pathologisch bezeichnet werden können, wie Wuchsanomalien, und in einigen Fällen für die Blütenfarbe (*Oenothera*, *Epilobium*).

b) Multiple Allelie. In den Auseinandersetzungen über die Gene von *Oenothera* wurde bisher vielfach das Vorliegen multipler Allelie angenommen, solange keine Gegenbeweise hierfür vorliegen. Die interessanten Befunde über die *cr*-Reihe sollen hier nicht diskutiert werden, weil sie durch die Labilität

dieses Gens in einen anderen Zusammenhang gehören und keine Vergleiche mit den stabilen Allelen der hier beschriebenen Gene erlauben. Die weiteren Untersuchungen beziehen sich auf die *Co*-Reihe (Blütengröße) und *B*-Reihe (Blattbreite), beide von RENNER (1942) aufgestellt. Für die Gipfelkrümmung, wie sie in verschiedener Stärke durch Anlagen aus *curvans*, *flectens* und einigen anderen Komplexen hervorgerufen wird, wurden zunächst getrennte Gene angenommen. In einer späteren Zusammenfassung bemerkt aber RENNER (1942), daß hier vielleicht eine Reihe multipler Allele mit abgestufter Wirkung vorliegen könnte. Die Verschiedenheiten der Knospenstreifung werden von einzelnen Autoren als durch eine Reihe multipler Allele verursacht angesehen, während andere an dieser Hypothese wiederholt Zweifel äußerten. Hierauf wird im Abschnitt über die Anthozyanbildung näher eingegangen werden. Die vorliegenden Untersuchungen zeigten im Gegensatz zu dieser Auffassung, daß für die *P*-Reihe die Annahme multipler Allele aufgegeben werden muß. Für die *Co*-Reihe ist dies wahrscheinlich ebenfalls notwendig. Beide Reihen müssen auf je 2 Allele eingeschränkt werden.

Für einige andere Gene ergab sich dagegen die Forderung, eine Reihe multipler Allele aufzustellen, da nach einem 2-Allelenschema die Differenzen zwischen den Spaltungen in verschiedenen Komplex-Kombinationen nicht erklärt werden können. Dies sind Knospenstreifung (*str*-Reihe), Hypanthiumfärbung (*tub*-Reihe) und Kapselstreifung (*car*-Reihe). Die *P*-Reihe mußte aufgegeben werden durch den Nachweis einer Anzahl eng miteinander gekoppelter Loci, die alle auf die Anthozyanbildung einwirken. Es ist unsicher, ob die neu aufgestellte Reihe der *str*-Allele bei weiterer Untersuchung gehalten werden kann, oder ob sie in gleicher Weise aufgelöst werden muß. Bei diesen Allelen, deren Wirkung sich nicht in eine quantitativ abgestufte Reihe einordnen läßt, wäre auch an eine Erklärung zu denken, wie sie AGOL für die Allele der *scute*-Serie bei *Drosophila* gibt. Dieser nimmt an, daß die Allelomorphe nicht vollständig identisch sind. Das Merkmal wird in diesen Fällen beeinflußt durch einen größeren Chromosomenabschnitt, der in einzelnen Teilen verändert sein kann. Die Allele unterscheiden sich durch die Ausdehnung der veränderten Bezirke, die sich überschneiden können (vgl. schematische Darstellung bei AGOL 1931). Die Bastarde können daher in verschiedenem Ausmaß heterozygot sein, für andere Teile des gleichen Gens dagegen homozygot, je nach der Konstitution der zusammentreffenden Allele. Crossing-over-Vorgänge können dann auch mitten durch ein solches Gen hindurch gehen und dadurch wiederum andere, neue Allele schaffen. Die Anwendung dieser Hypothese auf die Knospenstreifung von *Oenothera* würde ebenfalls eine befriedigende Erklärung für die Differenzen zwischen den Allelen der *str*-Serie geben. Für die weiteren Theorien über die Natur der multiplen Allele, die auch auf *Oenothera* anwendbar sind, kann auf die zusammenfassende Darstellung bei GOLDSCHMIDT (1938) verwiesen werden.

c) Genetik der Anthozyanbildung. Im Anschluß an die Betrachtung der genetischen Grundlagen soll der Zusammenhang zwischen diesen und einer bestimmten Merkmalsgestaltung erörtert werden. Die Anthozyanbildung ist hierfür besonders geeignet. Obwohl aus den beiden vorhergehenden Abschnitten bereits hervorgeht, daß für die Anthozyanbildung bei *Oenothera* im Gegensatz zu früheren Autoren wenigstens zum Teil Polymerie angenommen werden muß, soll doch im folgenden das ganze Problem nochmals im Zusammenhang auf-

gerollt werden, da die Anthozyanbildung zu den genetisch am besten untersuchten Erscheinungen an Pflanzen gehört. Aus den Befunden, die bei der Besprechung der einzelnen Gene angeführt wurden, ergeben sich einige allgemeine Einsichten in die Vererbungsweise der Anthozyanbildung bei *Oenothera*, die eine Parallelisierung zu den bei anderen Objekten festgestellten Verhältnissen erlauben. Auch für andere Merkmale wäre eine solche Betrachtung möglich, die jedoch über das bereits in den verschiedenen Abschnitten Gesagte hinaus keine weiteren Einsichten geben könnte.

Bisher wurde meist angenommen, daß die Anthozyanfärbung bei *Oenothera* (Stengelpunktierung, Färbung an Kelchblättern, Hypanthium, Kapselstreifen) durch das Gen *P* bedingt wird. Es sollten eine größere Anzahl von Allelen vorhanden sein, durch die die verschiedenen Möglichkeiten der Ausfärbung bewirkt werden (zuletzt RENNER 1942). Diese Ansicht wurde von den meisten *Oenotheren*-Forschern übernommen. Nur vereinzelte Autoren nahmen schon früh eine polygene Bedingtheit der Färbung, insbesondere der Kelchblätter, an (EMERSON 1929). In einigen anderen Fällen wurden zumindest Zweifel an der Richtigkeit der Hypothese der multiplen *P*-Allele geäußert (RENNER 1942, OEHLKERS 1933, EMERSON 1931). RENNER betonte seinerseits die Unsicherheit darüber, ob die *P*-Faktoren pleiotrope Wirkung haben oder eine Reihe enggekoppelter Gene darstellen. Eine ebenfalls in dieser Richtung liegende Vermutung wurde von CLELAND und BRITTINGHAM (1934) geäußert, die annehmen, daß *rubricalyx* (rotes Hypanthium) und rote Knospen entweder Allele von *P* sind oder von mit *P* eng gekoppelten Genen beeinflußt werden. In Aufzuchten mit kleiner Individuenzahl ist die Wahrscheinlichkeit, Austauschindividuen zu erhalten, sehr gering. Wenn diese auftraten, wurden sie meist als zufällige Abweichungen, die im Rahmen der durch die Bastardierung vergrößerten phänotypischen Variabilität liegen sollten, gewertet. Die Annahme einer Reihe multipler Allele von *P*, durch die Differenzen in der Anthozyanbildung zwischen den Nachkommenschaften der einzelnen Bastarde bewirkt würden, war daher naheliegend.

Die Untersuchungen an umfangreicherem Material ergaben aber eindeutig die polymere Bedingtheit der Anthozyanfärbung, was besonders durch die folgenden allgemeinen Überlegungen erhärtet wird. Der Phänotyp der beiden Homozygoten eines Gens entspricht demjenigen der Elternarten bei Verwendung reiner Arten oder dem hypothetischen Phänotyp der Komplexhomozygoten. Die F_1 stellt den Phänotyp der Heterozygoten dar. Nach Selbstung eines Bastards dürfen, wenn das untersuchte Merkmal durch ein Gen bedingt wird, nur diese 3 Formen auftreten, bei Rückkreuzung mit einem Elternkomplex nur 2, nämlich die eine Elternform und die Heterozygote. Bei vollständiger Dominanz vermindern sich diese Möglichkeiten auf 2 unterscheidbare Formen in der F_2 und 2 in der Rückkreuzung mit dem rezessiven, eine in der Rückkreuzung mit dem dominanten Elter, weil hier Dominanthomozygote und Heterozygote nicht unterschieden werden können. Sobald in irgendeiner F_2 mehr als 3, in einer F_1R mehr als 2 unterscheidbare Phänotypen auftreten, ist dies ein sicherer Nachweis der Polymerie des untersuchten Merkmals. Dies trifft zunächst für die Anthozyanbildung im allgemeinen zu, aber auch für die einzelnen Merkmale dieser Gruppe, z. B. die Knospenfärbung.

Als Beispiel sei die Kombination *flavens* · ^{h}*Hookeri* herangezogen. Hier werden zunächst 3 Formen erwartet: Rote Homozygoten des *Hookeri*-Typs, ungetupfte Pflanzen des *flavens*-Typs und Mittelformen, die der F_1 entsprechen, also getupfte Pflanzen mit grünen Knospen. Die F_2 läßt diese 3 auch unterscheiden, daneben treten aber noch eine ganze Reihe anderer Farbmuster auf, die alle möglichen Kombinationen der Färbung in den einzelnen Organen der Blütenregion zeigen und in bezug auf die Knospenstreifung eine große Mannigfaltigkeit aufweisen. Diese kann nicht mit phänotypischer Variabilität erklärt werden, wie ein Vergleich mit *Oe. Hookeri* und der F_1 zeigt, die, von geringen Schwankungen zu Beginn und Ende der Blütezeit abgesehen, eine nahezu konstante Ausbildung der Farbstoffe und ihrer Ver-

teilung zeigen. Es kann daher mit Sicherheit angenommen werden, daß in allen Aufzuchten die beobachteten Unterschiede im wesentlichen auf genetische Differenzen zwischen den Pflanzen zurückgehen, die durch die Neukombination einer Reihe von Anthozyangenen zustande kommen. Die Bevorzugung bestimmter Kombinationen weist dabei auf eine Koppelung zwischen einigen Genen hin, während andere sicher von dieser Gruppe unabhängig sind. Die Zwischenformen der Kelchblattstreifung wurden schon von EMERSON beobachtet und als „*splashed*" beschrieben und ihr Auftreten als bifaktorielle Spaltung gedeutet (EMERSON 1929, 1931). Später hat RENNER (1942) versucht, diese Formen in das Schema der multiplen *P*-Allele einzuordnen, doch führte diese Deutung zu Widersprüchen, indem die „*splashed*"-Pflanzen derselben F_2 einmal als *P*/*P*-Homozygoten, das andere Mal als *P*/*p*-Heterozygoten erklärt werden. Die Annahme mehrerer Faktoren für die Kelchblattfärbung, die EMERSON machte, entspricht den Verhältnissen besser. Sie muß aber dahin erweitert werden, daß nicht nur 2 Anthozyangene vorhanden sind, sondern eine größere Anzahl, weil die Untersuchung der Korrelationen ergab, daß in verschiedenen Koppelungsgruppen jeweils mehrere Anlagen hierfür liegen und die Färbung von Kelch, Hypanthium und Kapsel unabhängig voneinander ist.

Das Allel *P* ist an erwachsenen Pflanzen das Grundgen für die Anthozyanbildung im allgemeinen. Zugleich bedingt es die rote Färbung der Haarbasen und damit die Stengeltupfung. $+^P/+^P$-Pflanzen können an Stengeln und Blütenteilen keinen Farbstoff bilden. An den Keimlingen und jungen Rosetten ist die Färbung jedoch unabhängig davon und auch an $+^P/+^P$ Pflanzen möglich. Dies erweisen die Untersuchungen von OEHLKERS (1933) über die Fleckung der Rosettenblätter durch das Gen *maculata* und weitere Angaben über die Färbung der Hypokotyle. Diese Anthozyangene sind mit *P* gekoppelt (*Mac* mit 3% crossing-over). Nach RENNER (1942) kann das Allel *M* aus *curvans* (rotrandige, marginate Blätter, besonders an Rosetten) sich auch an $+^P/+^P$ Pflanzen auswirken und unter Umständen schwache rote Stengeltupfen hervorrufen. Ob *M* ebenso wie *P* als Grundgen für die Färbung von Knospen usw. funktionieren kann, ist unbekannt, da über das Zusammenwirken von *M* mit den anderen Farbgenen in $+^P/+^P$-Pflanzen keine Angaben vorliegen.

Aus den Befunden ergeben sich als allgemeine Feststellungen über die Vererbung der Anthozyanbildung bei *Oenothera*:

1. Es ist ein Grundgen für Farbstoffbildung in der erwachsenen Pflanze vorhanden, dessen rezessives Allel vollständig grüne Pflanzen bedingt ($+^P$). Erst durch die Anwesenheit des dominanten Allels (*P*) wird die Wirkung weiterer Gene für die Verteilung des Farbstoffs ermöglicht.

2. Bei den Genen, die die Verteilung des Farbstoffs in den verschiedenen Pflanzenteilen kontrollieren, ist die grüne Ausfärbung dominant über gefärbt. Dies gilt mit nur wenigen Ausnahmen, wie z. B. str_v, das intermediär gegenüber $+^{str}$ ist, und *rubricalyx* (tub_r).

3. Wenn durch das rezessive Allel eines der 2. Gruppe zugehörigen Gens die Ausfärbung eines Organs bestimmt ist, kann diese sekundär durch Modifikatoren verändert werden. Hierbei ist die dunklere Färbung dominant über die schwächere Anthozyanbildung. Die Modifikatoren können allgemeine Wirkung haben, wie z. B. die in ^{h}*franciscana* enthaltenen, oder spezifisch ein Organ beeinflussen, wie für Kapselstreifung und Hypanthiumfärbung nachgewiesen wurde.

4. Wenn an einem Locus mehrere „Rot"-Allele vorhanden sind, verhalten diese sich untereinander intermediär (*str*-Reihe, *tub*-Reihe).

5. In einer Koppelungsgruppe (*s*-Gruppe) sind 6 sehr eng miteinander gekoppelte Loci für alle Anthozyanmerkmale vorhanden (*P*, *str*, *tub*, *vit*, *Mac*, Hypokotylfärbung), während 3 weitere Loci (*rub*, *ra*, Blattränderung *M*) der gleichen Koppelungsgruppe angehören, aber nicht extrem eng mit dem Hauptgen *P* verbunden sind.

6. Die Anthozyanfaktoren verteilen sich auf alle Koppelungsgruppen. Die Häufung in der ersten Gruppe beruht darauf, daß hier der Nachweis von Genen

durch die Koppelung mit dem Translokationspunkt besonders erleichtert ist. Es bestehen keine Anhaltspunkte dafür, daß etwa ein besonderes „Anthozyanchromosom" vorhanden sei, sondern sobald durch das Vorhandensein eines unifaktoriell bedingten Merkmals oder einer Translokation die genaue Untersuchung einer Koppelungsgruppe möglich ist, lassen sich dort auch Gene nachweisen, die auf die Anthozyanbildung einwirken.

Auf dieser Grundlage ist jetzt ein Vergleich mit anderen genetisch untersuchten Objekten möglich. Die meisten Angaben in der Literatur beziehen sich zwar auf die Blütenfärbung, aber es lassen sich doch einige gemeinsame Gesichtspunkte aufweisen.

Aus der ausführlichen Bearbeitung von Scott-Moncrieff (1936) ergibt sich, daß die Möglichkeit der Farbstoffbildung im allgemeinen dominant ist über Abwesenheit des Farbstoffs. Weiter ist die stärker oxydierte und methylierte Stufe des Anthozyans dominant über die Vorstufe. Für die Samenfärbung vom Mais wurden von Stadler ähnliche Verhältnisse wie bei *Oenothera* gefunden. *R* ist hier eine Mutation für Anthozyanfärbung, Vorhandensein des Farbstoffs ist dominant über Fehlen. Durch verschiedene Modifikatoren kann der Farbton beeinflußt werden, wobei die dunklere Färbung dominant ist über hellere. Sowohl Abschwächungs- wie Verstärkungsallele sind aber ohne Einfluß auf *r/r*-(farblose)Samen. Gleiches wurde auch von Brieger (1932) bei *Aquilegia* und von Gairdner (1936) bei *Cheiranthus* festgestellt. In beiden Fällen sind die anthozyanfreien Pflanzen die Rezessiven. Bei *Antirrhinum* ist ebenso ein Grundgen vorhanden, dessen dominantes Allel die Anthozyanbildung in der Blüte ermöglicht (*elfenbein*) (Ranke 1930). Bei *Aquilegia* und *Antirrhinum* sind wie bei *Oenothera* die Verstärkungsfaktoren der Farbe dominant, die abschwächenden Allele dazu rezessiv. Intermediäre Vererbung bei Gliedern einer multiplen Allelenreihe untereinander, bei Rezessivität gegenüber einem Endglied, ist auch von anderen Fällen bekannt. Beispiele sind die *pallida*-Serie von *Antirrhinum* die *white*-Serie von *Drosophila* und die R-Serie beim Mais. Auch die Verteilung der Anthozyanfaktoren auf alle Koppelungsgruppen stimmt mit den Befunden am Mais überein (Benl 1934). Eine so enge Koppelung von Anthozyangenen, die multiple Allelie vortäuschte, wurde dagegen bisher bei keinem anderen Objekt gefunden.

Über Gene, die die Verteilung des Farbstoffs außerhalb der Blüte beeinflussen, ist außer dem pleiotropen Faktor R und einigen anderen bei *Zea mays* nur wenig bekannt, so daß hier keine Parallelen zu den Befunden bei *Oenothera* gezogen werden können. Die chemische Konstitution des Anthozyans der *Oenotheren* ist nicht untersucht, ebensowenig ist bisher festgestellt, ob die blassere Färbung auf der Anwesenheit eines helleren, anders konstituierten Anthozyans beruht, oder ob der gleiche Farbstoff wie bei den dunkleren Färbungen vorhanden ist, nur in geringerer Konzentration. Untersuchungen hierüber könnten interessante Vergleiche mit den Blütenfarbstoffen ermöglichen (vgl. Scott-Moncrieff 1936).

d) Dominanzwechsel. Bei einigen der untersuchten Eigenschaften ergaben sich merkwürdige Durchbrechungen der Dominanzregeln, auf die schon bei der Beschreibung der Spaltungen und der einzelnen Merkmale hingewiesen wurde. Bisher war dies bei *Oenothera* nur für *cr* (*cruciata*) bekannt (Oehlkers 1938 u. a.). Hier betrifft es Anomalien der Sproßgestaltung, die unifaktoriell bedingt sind und, wie sich aus dem normalen Phänotyp der F_1 ergibt, durch rezessive Allele hervorgerufen werdeu. Vereinzelt zeigen die Heterozygoten der F_2, manchmal auch der F_1, das Merkmal. Diese Fälle des Dominanzwechsels, in denen also ein meist rezessives Allel sich plötzlich gegenüber dem Partner dominant verhält, das normalerweise dominante Allel dagegen rezessiv wird, lassen sich in 2 Gruppen gliedern. Die erste umfaßt diejenigen, die eine alternative Variabilität aufweisen (*dich*, *ge*, *ano*). Die heterozygoten Pflanzen sind

hier entweder normal oder zeigen die Eigenschaft in typischer Ausprägung. Die andere Gruppe enthält die Merkmale, bei denen eine intermediäre Ausbildung möglich ist, die daher eine kontinuierliche Variabilität zeigen und oft an verschiedenen Teilen der gleichen Pflanze wechselnd ausgebildet sind (*falcifolia* und *cruciata*). Die heterozygoten F_1-Pflanzen sind hier meist normal gestaltet, das Merkmal verhält sich in der 1. Bastardgeneration mit wenigen Ausnahmen rezessiv. In der F_2 findet sich dagegen eine ununterbrochene Reihe von ganz normalen Pflanzen zu extrem stark mißbildeten, wobei Heterozygote in jeder Klasse vorkommen. Beiden Gruppen gemeinsam ist, daß der Phänotyp der Heterozygoten nicht von vornherein festgelegt ist, wie es nach der Dominanzregel erwartet werden sollte, sondern von einer Pflanze zur anderen wechselt. Um den Ursachen dieses Wechsels nachzugehen, ist es zunächst notwendig, die gleichartigen, an anderen Objekten bereits untersuchten Erscheinungen heranzuziehen. GOLDSCHMIDT (1938) führt eine Reihe von Beispielen an, eine Reihe weiterer sei im folgenden zusammengestellt.

Bei *Drosophila* gibt es einen autosomalen Faktor, der das rezessive, geschlechtsgebundene Allel *erect* dominant macht, selber aber keine phänotypische Wirkung ausübt (THOMPSON 1921, zit. nach THOMPSON 1931). Einen gleichartigen Fall untersuchte BAUR (1918) an *Antirrhinum*. Das Allel „*gestreifte* Blüte" ist an sich rezessiv gegen „*ungestreift*". In Pflanzen die zugleich heterozygot sind für „*rot/fleischfarben*" und „*gestreift/ungestreift*" ist *gestreift* dominant. Eine Analyse der Nachkommenschaft, die eine Aufklärung dieser Erscheinung bringen könnte, wurde nicht durchgeführt.

Ähnliche, aber nicht so klar übersichtliche Verhältnisse wurden von IKENO (1922) bei *Salix* gefunden. Der Faktor für dichte Behaarung der Kätzchen aus *Salix gracilistyla* ist meist dominant, in einzelnen F_1-Pflanzen aber rezessiv gegenüber „schwach behaart" aus *S. multinervis*. Diese „Potenz" der Allele ist erblich, wie durch eingehende Kreuzungsanalysen gezeigt wurde, kann sich aber ändern. Die Folge davon sind unklare Spaltungsverhältnisse, hervorgerufen durch den wechselnden Phänotyp der Heterozygoten. Über die Grundlagen dieser Erscheinung wurden vom Verfasser damals keine Aussagen gemacht. Die Änderung der Potenz könnte hervorgerufen werden durch Umkombination von Dominanzmodifikatoren, es kann aber auch eine Reihe multipler Allele vorliegen, die phänotypisch nur 2 Formen unterscheiden lassen, aber in ihren Dominanzverhältnissen verschieden sind und häufig mutativ ineinander übergehen. Die Behaarungsfaktoren wären dann zu den labilen Genen zu rechnen und könnten in eine Reihe mit den *cr*-Allelen gestellt werden. Bei beiden bestehen deutliche Beziehungen zwischen dem Phänotyp der Ausgangspflanze und demjenigen der Nachkommen.

Eine andere Form des Dominanzwechsels beschreibt IKENO (1924) für *Plantago major*. Das Gen *contorta*, das in seiner phänotypischen Ausprägung an die Sichelblättrigkeit erinnert, ist normalerweise rezessiv, in Gegenwart des Letalfaktors *L* verändern sich die Dominanzverhältnisse. Die Heterozygoten können dann *typica* (normal) sein oder *contorta*, oder *typica* mit *contorta*-Seitenzweigen. Sie spalten immer in sehr wechselnden Zahlenverhältnissen, die nicht vom Phänotyp der Ausgangspflanze oder des Ausgangszweiges abhängen. In bezug hierauf besteht eine vollständige Parallele zu den Befunden für die Gene der 1. Gruppe von *Oenothera*. Auch hier bezieht sich der Dominanzwechsel für bestimmte Gene immer nur auf eine Pflanze, die Spaltung der Nachkommenschaft wird nicht vom Phänotyp der Mutterpflanze beeinflußt, eine Selektion auf Dominanz des abweichenden Allels ist nicht möglich.

Bei *Antirrhinum* wurden einige Mutanten mit unvollkommener Dominanz beobachtet. Bei *cornuta* können gegen Ende der Blütezeit auch an den Blüten der Heterozygoten Mißbildungen auftreten. Die heterozygoten *monstruosa*-Pflanzen neigen ebenfalls zu Verbänderungen und Zwangsdrehungen, wie dies die homozygoten in extremer Form zeigen (KUCKUCK und SCHICK 1930). Zu erwähnen sind hier auch die Untersuchungen von DE VRIES (1900 und früher) über die Erblichkeit der Verbänderungen und Zwangsdrehungen. In der Nachkommenschaft verbänderter Pflanzen trat die Mißbildung in gesteigerter, aber wechselnder Häufigkeit auf. Die Spaltungsverhältnisse sind unübersichtlich und nicht konstant. Hier ist die Anlage für die Mißbildung genetisch bedingt, während über die Aus-

bildung der Eigenschaft, also ihre Penetranz, bei gegebener Anlage die Umweltsverhältnisse entscheiden. Der zunächst eintretende Erfolg der Selektionsversuche scheint darauf zu beruhen, daß zuerst Heterozygote mit wechselnder Dominanz vorlagen, die Homozygot-normale abspalten, während nach wenigen Generationen Pflanzen für die Vermehrung ausgesucht wurden, die für die Anlage der Mißbildung homozygot waren. Untersuchungen der Nachkommen von normalen Geschwisterpflanzen, die hier interessant wären, wurden damals wegen der andersartigen Fragestellung nicht durchgeführt.

Die Untersuchungen von WHITE an *Nicotiana* ergaben mehrere Fälle von Dominanzwechsel. Die Heterozygoten der F_1 zeigen einen verschiedenen Phänotyp für die Blütenform, die Spaltungen in ihrer Nachkommenschaft wurden davon aber nicht beeinflußt. Der Wechsel der Dominanz bezieht sich hier nur auf die betreffende Pflanze. Für Verbänderung ergaben sich Unterschiede in der Dominanz des abweichenden Allels in Kreuzungen mit verschiedenen Rassen, ebenso für die Calycanthemie, so daß hier die Differenzen von den jeweiligen Partnergenomen abhängen und durch Dominanzmodifikatoren verursacht werden (WHITE 1916).

Über einen weiteren Fall bei *Drosophila* berichtet BLANC (1946). Es gibt eine Reihe von Genen, die die Dominanz von *vg* verändern. Einige davon haben einen phänotypischen Effekt auf andere Merkmale, andere wirken nur als „dominigenes" (Dominanzmodifikatoren) auf *vg* ein, indem sie die Ausprägung von *notched* an heterozygoten *vg*/+-Fliegen verändern. Sie können ihre Wirkung addieren, ihr Einfluß ist dann von Polymerie nicht mehr zu unterscheiden, mit *vg* als am stärksten wirksamen Glied der Serie. Bei Kreuzung zeigt die F_1 eine verschieden starke Ausbildung von *notched* an den einzelnen Individuen, die F_2 bildet eine kontinuierliche Variationsreihe, wobei die Heterozygoten in jeder Klasse vorkommen können. Es kann nicht mehr vom Phänotyp ohne weiteres auf den Genotyp geschlossen werden (vgl. auch GOLDSCHMIDT 1938).

Diese Beobachtungen decken sich mit denen von HARLAND (1942) an *Gossypium*. In amerikanischen Rassen ist das Allel *crinkled-dwarf* rezessiv, ebenso in Kreuzungen mit neuseeländischen Rassen in der F_1. In der F_2 ist es dominant oder rezessiv, mit allen Zwischenformen intermediärer Ausbildung, so daß auch hier eine kontinuierliche Variabilität entsteht, die durch die Einwirkung einer ganzen Reihe von Dominanzmodifikatoren verursacht wird. Es entsteht der Eindruck einer polymeren Spaltung mit unkontrollierbarer Wirkung der Einzelgene.

Die Spaltung der Sichelblättrigkeit hat mit den beiden zuletzt beschriebenen Fällen große Ähnlichkeit, vor allem mit der Vererbung von *crinkled-dwarf*. Es kann daher wohl angenommen werden, daß auch die Erklärung, die dort gegeben wurde, auf *Oenothera* übertragen werden darf. Auch hier ist dann die Wirkung eines Hauptgens anzunehmen, mit weitgehender Möglichkeit der Dominanzänderung in den Heterozygoten der F_2 durch die Wirkung von Dominanzmodifikatoren. Bei *Drosophila* konnte als Grundlage dieser Wirkung die Verlängerung der Entwicklungszeit aufgezeigt werden, während für *Gossypium* wie für *Oenothera* die entwicklungsphysiologische Ursache des Dominanzwechsels noch unklar ist und nur die Parallele der Vererbungserscheinungen bei allen 3 Fällen dargelegt werden kann. Sowohl bei *vg* wie bei *crinkled-dwarf* ist eine Selektion möglich auf Dominanz des abweichenden Allels und Stärke der Ausprägung, die die Anhäufung vieler Modifikatoren erstrebt. Bei *Oenothera* ist diese Selektionsmöglichkeit bisher nur für das *cruciata*-Merkmal festgestellt, beruht dort aber auf ganz anderen Ursachen, nämlich mutativen Veränderungen am Gen selbst, wie von OEHLKERS (1938) nachgewiesen wurde. Die Parallele ist auch aus dem Grunde nicht vollständig, weil die angeführten Merkmale am ganzen Individuum konstant sind, während für *cr* auch innerhalb einer Pflanze phänotypische und genetische Differenzen bestehen können. Über die Selektionsmöglichkeit des Merkmals Sichelblättrigkeit kann auf Grund der bisherigen Kreuzungsergebnisse nichts ausgesagt werden. Die Individuenzahlen der F_3-Familien sind hierfür zu gering.

Wenn die Befunde an den verschiedenen erwähnten Objekten zueinander in Beziehung gesetzt werden, so ergeben sich für den Dominanzwechsel eine

Tabelle 8. *Übersicht und Einteilung einiger bisher bekannter Fälle von Dominanzwechsel.*

Nachkommenschaft			Variabilität des Merkmals an den heterozygoten Ausgangsindividuen		
			I alternativ	II kontinuierlich (intermediäre Formen möglich)	
			Ausbildung am Individuum		
			konstant	1. konstant	2. variierend
A. Spaltung der Nachkommen, vom Phänotyp der Heterozygoten beeinflußt	a) Gene labil	Selektion auf Dominanz möglich durch Mutationen	*Salix*-Behaarung?	—	*Oenothera cruciata*
	b) Gene stabil, Selektion durch Anhäufung von Modifikatoren	α) Dominanzselektion sofort erfolgreich (wenige Modifikatoren)	*Drosophila erect.*	*Nicotiana* Calycanthemie	—
		β) Dominanzselektion begrenzt möglich (viele Modifikatoren)	*Salix*-Behaarung *Nicotiana*-Verbänderung	*Drosophila vg Gossypium crinkled dwarf Nicotiana*-Calycanthemie?	*Oenothera falcifolia*?
B. Spaltung der Nachkommen vom Phänotyp der Heterozygoten unabhängig	Gene stabil	Dominanzselektion nicht möglich	*Oenothera dich, ano, ge Antirrhinum monstruosa, cornuta*	*Nicotiana*-Blütenform	*Oenothera fal*? *Plantago contorta*

Reihe von Ähnlichkeiten und in anderer Hinsicht wieder Abweichungen. Trotzdem ist es aber möglich, die beschriebenen Fälle unter gemeinsamen Gesichtspunkten zu betrachten (Tabelle 8). Die erste Einteilungsmöglichkeit ergibt

sich aus dem Aussehen der einzelnen Individuen, die das Merkmal zeigen. Dabei ist es zunächst wichtig, ob eine alternative Variabilität vorliegt (I), oder ob intermediäre Formen möglich sind (II). Im ersteren Fall ist das Merkmal an allen betroffenen Teilen einer Pflanze immer in gleicher Weise ausgebildet, beim letzteren kann die Ausbildung an einem Individuum konstant (I_1) oder wechselnd (I_2) sein. Das zweite Einteilungsprinzip bezieht sich auf die Nachkommenschaft. Hierbei ist zu berücksichtigen, ob deren Zusammensetzung, vor allem der Phänotyp der dort auftretenden Heterozygoten, Zusammenhänge mit dem Phänotyp der Ausgangsindividuen zeigt (A), oder ob dies nicht der Fall ist (B). Bei den ersten ist eine Selektion auf Dominanz- und Ausprägungsstärke der Heterozygoten meist möglich, im 2. Fall nicht. Die Selektionsmöglichkeit kann dabei auf 2 Ursachen beruhen, nämlich starker Mutabilität des Gens (labile Gene) (A, a) oder Anhäufung von Modifikatoren (A, b). In der Gruppe A ist der Phänotyp der Heterozygoten, auch wenn er zunächst scheinbar regellos wechselt, doch genotypisch bestimmt. Die Aufklärung der Ursachen des Dominanzwechsels ist hier in erster Linie eine genetische Frage. Bei der Gruppe B dagegen entscheiden andere Einflüsse, zunächst unbekannter Natur, darüber, welcher Phänotyp bei gegebener Heterozygotie ausgebildet wird. Der Dominanzwechsel ist hier phänotypisch bestimmt und damit ein ausschließlich entwicklungsphysiologisches Problem.

Aus der Kombination der Betrachtungsweisen ergibt sich folgende Übersicht, in die die besprochenen und auch wohl später auftretenden Fälle eingeordnet werden können (Tabelle 8). Die Beschreibung der *fasciata*- und *contorta*-Formen von DE VRIES läßt vermuten, daß die genetisch bedingten Fälle ebenfalls Dominanzwechsel zeigen, wie dies für die *monstruosa*-Formen von *Antirrhinum* und *Nicotiana* nachgewiesen wurde; es ist aber nicht zu erkennen, zu welcher dieser Klassen sie gehören. Wahrscheinlich verhalten sich nicht alle genetisch gleich, so daß sie an verschiedene Stellen eingefügt werden müssen. Die von GOLDSCHMIDT (1938) diskutierte Möglichkeit des Positionseffektes als Ursache des Dominanzwechsels ist bei dieser Erörterung außer Betracht geblieben, weil bisher hierzu bei *Oenothera*, außer dem Befund über Mosaikbildung bei Duplikationen von *s* und *P* von CATCHESIDE (1947 a und b), noch keine Beobachtungen vorliegen.

Zusammenfassung.

1. Es wurden 7 Komplexe aus 8 *Oenothera*-Arten in 10 Kombinationen untersucht.

2. Dabei wurden mindestens 59 Gene, die auf 34 Merkmale einwirken, sowie 3 Letalfaktoren nachgewiesen. 37 Gene wurden neu benannt.

3. Die Herkunft der Allele aus den verwendeten Komplexen wurde bestimmt.

4. In fast keinem Fall finden sich „normale" Spaltungszahlen. Ursachen der Störungen sind Gonenkonkurrenz in Embryosack und Pollenschlauch, Polymerie und Koppelung mit Letalfaktoren.

5. Fast alle Merkmale sind polymer bedingt.

6. Die meisten der Gene lassen sich in Koppelungsgruppen einordnen, deren Anzahl mit derjenigen der frei rekombinierbaren Chromosomengruppen des betreffenden Bastards übereinstimmt.

7. Zytologische Massenuntersuchungen ermöglichten die Konfigurationsbestimmung einer großen Anzahl von F_2- und F_1R-Pflanzen.

8. Durch Kombination der zytologischen mit den genetischen Ergebnissen konnten die Koppelungsgruppen bestimmten Chromosomen zugewiesen und eine große Anzahl von Genen lokalisiert werden.

9. In allen Koppelungsgruppen kommt crossing-over vor. Es ergaben sich Hinweise auf die vermutliche Häufigkeit des crossing-over in den Viererringen und den Bivalenten.

10. Die crossing-over-Werte zwischen gleichen Loci sind in den einzelnen Komplexkombinationen von verschiedener Größe. Hierfür wird eine vorläufig noch hypothetische Deutung gegeben.

11. Der auf Grund der veränderten Chromosomenverkettung in verschiedenen Bastarden erwartete Koppelungswechsel wurde gefunden. Andererseits konnte der gefundene Koppelungswechsel zur Bestimmung der Zugehörigkeit einzelner Gene zu bestimmten Chromosomen herangezogen werden.

12. In den stark spaltenden Bastarden zerfallen die Komplexe bei der Meiosis in die einzelnen Koppelungsgruppen und können in den Nachkommen nur noch als Restkomplexe, bezogen auf die Anordnung der Chromosomenenden, nachgewiesen werden.

13. Die Elterntypen können infolgedessen in der F_2 nicht auftreten.

14. Die Viererringe sind in der Nachkommenschaft frei rekombinierbar, wenn sie keine Letalfaktoren enthalten. Die hiernach erwartete Spaltung wird durch Gonenkonkurrenz weitgehend gestört.

15. Die Untersuchung der Genetik der Anthozyanbildung ergab Einsichten zur Frage der Koppelungsgruppen bei *Oenothera*, der multiplen Allelie und der Polymerie. Es konnten mehrere Reihen multipler Allele nachgewiesen werden.

16. Es ergab sich die Forderung, die Reihe der *P*-Allele aufzulösen und durch verschiedene Kombinationen der Allele innerhalb einer Gruppe eng miteinander gekoppelter Loci, die alle auf die Anthozyanfärbung einwirken, zu ersetzen.

17. Für einige Gene wurde Dominanzwechsel festgestellt.

18. Die zur Aufstellung der Koppelungsgruppen verwendete Korrelationsrechnung kann auch auf andere stark spaltende Bastarde mit gestörten Spaltungszahlen übertragen werden.

19. Die Ergebnisse ermöglichten einen Vergleich mit anderen genetisch untersuchten Objekten, wodurch die Sonderstellung von *Oenothera* innerhalb der Genetik weitgehend aufgehoben werden kann.

Am Schluß dieser Arbeit möchte ich Herrn Professor Dr. F. OEHLKERS meinen Dank aussprechen für die Überlassung des wertvollen Samenmaterials aus seinen Kulturen, von dem die Kreuzungen ihren Ausgang nahmen, und das großzügige Entgegenkommen, mit dem er unter den schwierigen Verhältnissen der Kriegszeit die Durchführung dieser umfangreichen Untersuchungen im Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br. ermöglichte.

Literatur.

AGOL, I. J.: Step allelomorphism in *Drosophila melanogaster*. Genetics (Am.) **16**, 254 (1931). — APPL, Joh.: Über einen Bastard von *Origanum majorana* ♀ × *O. vulgare* ♂ und dessen Aufspaltung in der F -Generation. Bull. Soc. bot. Prague **6**, 3 (1928). — BAERECKE, M. L.: Zur Genetik und Zytologie von *Oenothera ammophila* FOCKE, *Bauri* BOEDYN, *Beckeri* RENNER, *parviflora* L, *rubricaulis* KLEBAHN, *silesiaca* RENNER. Flora (Jena) **38**, 57 (1944). — BENL, G.: Genanalyse bei *Zea Mays* I. Pflanzenzüchtg **19**, 235 (1934). — BRIEGER, F.: Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl in *Nicotiana*-Artbastarden. Z. Vererbungslehre **47**, 1 (1928). — Faktorenanalyse bei Sippenbastarden von *Aquilegia vulg.* Biol. Zbl. **52** (1932). — BAUR, E.: Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung

zusammenhängende Dominanzstörung. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 107 (1918). — CATCHESIDE, D. G.: Chromosome catenation in some F_1 *Oenothera* hybrids. J. Genet. **27**, 45 (1933). — CATCHESID , D. G.: Structural analysis of *Oenothera* complexes. Proc. roy. Soc., Lond. B **128**, 509 (1940). — The P-Locus position effect in *Oenothera*. J. Genet. **48**, 31 (1947). — A duplication and a deficiency in *Oenothera*. J. Genet. **48**, 99 (1947). — CLAUSEN, J.: Inheritance of variegation and of black flower colour in *Viola tricolor* L. Hereditas (Schwd.) **13**, 332 (1930). — CLELAND, R. E.: Analysis of wild American races of *Oenothera (Onagra)*. Genetics (Am.) **25**, 636 (1940). — The origin of *decipiens* from the complexes of *Oenothera Lamarckiana* and its bearing upon the phylogenetic significance of similarities in segmental arrangement. Genetics (Am.) **27**, 55 (1942). — The problem of species in *Oenothera*. Amer. Naturalist **78**, 5 (1944). — CLELAND, R. E.: Phylogenetic relationsships in *Oenothera*. Vortrag internat. Genetikerkongreß Stockholm 1948. — CLELAND, R. E. and A. F. BLAKESLEE: Circle formation in *Datura* and *Oenothera*. Interaction bezween complexes as evidence for segmental interchange in *Oenothera*. Proc. nat. Acad. Sci. (Am.) **16**, 177, 183 (1930). — CLELAND, R. E. u. WM. H. BRITTINGHAM: A contribution to an understanding of crossing-over within chromosome rings of *Oenothera*. Genetics (Am.) **19**, 62 (1934). — CLELAND, R. E. and F. OEHLKERS: New evidence bearing upon the cytological basis for genetical peculiarities in the *Oenotheras*. Amer. Naturalist **63**, 497 (1929). — Erblichkeit und Zytologie verschiedener *Oenotheren* und ihrer Kreuzungen. Jb. Bot. **73**, 1 (1930). — DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology, 2. Aufl. London: Churchill 1937. — Nucleic acid and the chromosomes. Sym. Soc. exper. Biol. Cambridge, Univ. Press. 1947. — DAVIS, B. M.: The segregation of *Oenothera brevistylis* from crosses with *Oe. Lamarckiana*. Genetics (Am.) **3**, 501 (1918). — An attempt to improve through selection the style length and fertility of *Oenothera brevistylis*. Genetics (Am.) **7**, 590 (1922). — DOBZHANSKY, TH.: The decrease of crossing-over observed in translocations and its probable explanation. Amer. Naturalist **65**, 214 (1931). — EAST, E. M.: Genetic reactions in *Nicotiana* III. Dominance. Genetics (Am.) **20**, 443 (1935). — EMERSON, ST. H.: Multiple factor inheritance in crosses between *Oenothera grandiflora* and *Oenothera franciscana*. Mich. Acad. Sci **9**, 121 (1929). — The inheritance of rubricalyx bud color in crosses with *Oenothera Lamarckiana*. Proc. nat. Acad. Sci. (Am.) **16**, 796 (1930). — The inheritance of certain characters in *Oenothera* hybrids of different chromosome configurations. Genetics (Am.) **16**, 325 (1931). — Genetic and cytological studies on *Oenothera*. II. Certain crosses involving *Oe. rubricalyx* and *Oe. franciscana sulfurea*. Z. Vererbungslehre **49**, 381 (1931). — FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. Edinburgh-London: Oliver and Boyd 1938. — GAIRDNER, A. E.: The inheritance of factors in *Cheiranthus Cheiri*. Genetics (Am.) **32**, 479 (1936). — GEBE LEIN, H.: Zahl und Wirklichkeit. Leipzig: Quelle & Meyer 1943. — GOLDSCHMIDT, R. Physiological Genetics. New York: McGraw Hill 1938. — DE HAAN, H.: Gibt es polymere Faktoren? Genetica (Nd.) **15**, 529 (1934). — HARLAND, S. C. and O. M. ATTECK: The genetics of cottons. 19 : Normal alleles of the crinkled mutant of *Gossypium barbadense* L. differing in dominance potency, and an experimental verification of FISHERS theory of dominance. J. Genet. **42**, 21 (1941). — HARTE, C.: Meiosis und crossing-over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von *Oenothera*. Z. Bot. **38**, 65 (1942). — Die Aufstellung von Koppelungsgruppen unter Verwendung der Korrelationsrechnung. Naturforsch. **0**, 99 (1948). — HASELWARTER, A.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis V. Z. Bot. **31**, 273 (1942). — HIORTH, G.: Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **43**, 171 (1926). — HONING, J. A.: *Canna* crosses VI. Coupling in the factors for the red leaf margin. Genetica (Nd.) **21**, 70 (1939). — IKENO, S.: On hybridization of some species of *Salix* II. Ann. Bot. **36**, 175 (1922). — Über einen Fall der mutativen Entstehung von letalen Faktoren im Pflanzenreich. Biol. Zbl. **44**, 97 (1924). — IMMER, F. R.: Formulae and tables for calculating linkage intensities. Genetics (Am.) **15**, 81 (1930). — JAPHA, B.: Die Meiosis von *Oenothera* II. Z. Bot. **34**, 321 (1939). — KAPPERT, H.: Über den Rezessivenausfall in den Kreuzungen gewisser blau- und weißblühender Leinsippen. Z. Vererbungslehre **53**, 38 (1929). — KNAPP, E.: Die Bezeichnung der „Gene" von *Antirrhinum majus* nebst Bemerkungen zur genetischen Nomenklatur und Begriffsbildung. Z. Vererbungslehre **79**, 253 (1941). — KUCKUCK, H. u. R. SCHICK: Die Erbfaktoren bei *Antirrhinum majus* und ihre Bezeichnung. Z. Vererbungslehre **56**, 51 (1930). — LANGENDORF, J.: Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von *Oenothera fallax, rubirigida* und *Hookeri-albata*. Bot. Archiv **29**, 474 (1930). — LUDWIG, L: Faktorenkoppelung und

Faktorenaustausch bei normalen und aberrantem Chromosomenbestand. Leipzig: Georg Thieme 1938. — Marquardt, H.: Die Meiosis von *Oenothera* I. Z. Zellforsch. **27**, 159 (1937). — Das Verhalten röntgenindizierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. Z. Vererbungslehre **82**, 415 (1948). — Muller, H. J.: Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in a case of balanced lethal factors. Genetics (Am.) **3**, 422 (1918). — Oehlkers, F.: Vererbungsversuche an *Oenotheren*. I. *Oenothera Cockerelli* Bartlett und ihre Kreuzungen. Z. Vererbungslehre **26**, 1 (1921). — Vererbungsversuche an *Oenotheren*. III. *Oenothera strigosa* und *suaveolens*. Z. Vererbungslehre **31**, 201 (1923). — Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oe. strigosa*. Jb. Bot. **65**, 411 (1926). — Entwicklungsgeschichte der Pollensterilität einiger *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **43**, 265 (1927). — Crossing-over bei *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **26**, 385 (1933). — Über die Erblichkeit des cruciata-Merkmals bei den *Oenotheren*. Eine Erwiderung. Z. Vererbungslehre **75**, 277 (1938). — Meiosis und crossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an *Oe othera*. Z. Vererbungslehre **78**, 157 (1940). — Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindl. III. Neue Ergebnisse über die Genetik von Wuchsgestalt und Geschlechtsbestimmung. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 76 (1940). — Faktorenanalytische Untersuchungen an Artbastarden. Biol. Zbl. **62**, 280 (1942). — Oehlkers, F. u. C. Harte: Über die Aufhebung des Gonen- und Zygotenausfalls bei *Oenothera*. Flora (Jena) **37**, 106 (1943). — Prokofieva-Belgovskaja, A.: Heterochromatization as a change in the chromosome cycle. J. Genet. **48**, 80 (1947). — Ranke, M.: Faktorenkoppelung und Faktorenanalyse bei *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungslehre **53**, 235 (1930). — Renner, O.: Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora (Jena) **107**, 115 (1915). — Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **18**, 121 (1917). — Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Oenotheren*. Z. Bot. **13**, 608 (1921). — Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer *Oenotheren*. Leipzig: Gebrüder Borntträger 1925. — Über Koppelungswechsel bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre Suppl. **2**, 1216 (1928). — Verh. 5. internat. Kongr. Vererbgs.wiss. Berlin 1927. — Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der *Oenotheren*. Flora (Jena) **27**, 215 (1933). — Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. II. Zu den Chromosomenformeln der Komplexe albicans, curvans, flectens, gaudens, rigens. Flora (Jena) **32**, 319 (1938). — Kurze Mitteilung über *Oenothera*. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora (Jena) **34**, 145 (1940). — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen *Oenotheren*. Flora (Jena) **35**, 201 (1941). — Über das crossing-over bei *Oenothera*. Flora (Jena) **36**, 117 (1942). — Artbildung in der Gattung *Oenothera*. Naturw. **33**, 211 (1947). — Renner, O. u. R. E. Cleland: Zur Genetik und Zytologie der *Oenothera chicaginensis* und ihrer Abkömmlinge. Z. Vererbungslehre **66**, 275 (1933). — Rhoades, M. M.: Linkage values on an interchange complex in *Zea*. Proc. nat. Acad. Sci. (Am.) **17**, 684 (1931). — A cytogenetical study of a reciprocal translocation in *Zea*. Proc. nat. Acad. Sci. (Am.) **19**, 1022 (1933). — Ringleb, F.: Mathematische Methoden der Biologie. Leipzig: B. G. Teubner 1937. — Sansome, E. R.: Segmental interchange in *Pisum*. II. Cytologia (Jap.) **5**, 15 (1933). — Scott-Moncrieff, R.: A biochemical survey of some mendelian factors for flower colour. J. Genet. **32**, 117 (1936). — Shull, G. H.: Three new mutations in *Oenothera Lamarckiana*. J. Hered (Am.) **12**, 354 (1921). — Further evidence of linkage with crossing-over in *Oenothera*. Genetics (Am.) **8**, 154 (1923). — The third linkage group in *Oenothera*. Proc. nat. Acad. Sci (Am.) **11**, 715 (1925). — „Old-gold" flower colour, the second case of independant inheritance in *Oenothera*. Genetics (Am.) **11**, 201 (1926). — The first two cases of crossing-over between old-gold and *bullata* factors in the third linkage group of *Oenothera*. Proc. nat. Acad. Sci. **16**, 106 (1930). — An „egg lethal" associated with the pervirens factor in *Oenothera Lamarckiana*. Z. Vererbungslehre **60**, 219 (1932). — Smith, F. H.: Reduction division in 3n *Impatiens*. Amer. J. Bot. **25**, 651 (1938). — Stern, C.: Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. Handbuch der Vererbungswissenschaft. Berlin: Gebrüder Borntträger 1933. — Tedin, O.: Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas (Schwd.) **6**, 275 (1925). — Thompson, D. H.: The side-chain theory of the structure of the gene. Genetics (Am.) **16**, 267 (1931). — Villerts, A.: Artkreuzungsversuche in der Gattung *Begonia* Plumier I. Acta Soc. Biol. Latv. (Lit.) Riga, **7**, 1 (1937). — de Vries, H.: Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. dtsch. Bot. Ges. **18**, 83 (1900). — Opera e periodicis collata, Bd. V u. VI. Utrecht: Oosthoek 1920.

Autorenverzeichnis des 82. Bandes.

Bakker, D. s. Michaelis, Peter. S. 384.

Berhorn, Christel, Genetische Untersuchungen am Flügelgeäder der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. S. 448.

Catsch, Alexander, Eine erbliche Störung des Bewegungsmechanismus bei *Drosophila melanogaster*. S. 64.

— Versuche an *Drosophila* über die Dosisabhängigkeit strahleninduzierter Chromosomenmutationen. S. 155.

Hanser, Gisela, Über die Histogenese der Augenpigmentgranula bei verschiedenen Rassen von *Ephestia kühniella* Z. und *Ptychopoda seriata* Schrk. S. 74.

Harte, Cornelia, Cytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenotherenbastarden. S. 495.

Hiorth, Gunnar, Über das Wesen der monosomen und der disomen Anordnung 3-Kette + Univalent bei *Godetia Whitneyi*. Vorläufige Mitteilung. S. 1.

— Über Hemmungssysteme bei *Godetia Whitneyi*. S. 12.

— Zur Genetik der Monosomen von *Godetia Whitneyi*. S. 230.

— Über Hemmungssysteme bei *Godetia Whitneyi* II. S. 276.

Jordan, Ernst Pasqual, K. G. Zimmer und N. W. Timoféeff-Ressovsky, Über einige physikalische Vorgänge bei der Auslösung von Genmutationen durch Strahlung. II. S. 67.

Kanellis, A. und Anna Elise Stubbe, Vergleichende Untersuchungen der Wildtypen verschiedener *Drosophila*-Arten an Hand von Transplantationen der Augenanlagen. IX. Vergleich der Wildtypen von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila miranda*. S. 130.

— s. Stubbe, Anna Elise. S. 339.

Kaplan, Reinhard, Versuche an *Antirrhinum majus* über die Häufigkeit von Faktormutationen nach Röntgenbestrahlung des Pollens in verschiedenen Quellungszuständen. S. 164.

Kühn, Alfred, Zur Genetik der helläugigen Mehlmottenstämme. S. 136.

— Die Wirkung der Mutation va (venis abnormibus) bei *Ptychopoda seriata*. S. 430.

Marquardt, Hans, Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. S. 415.

Michaelis, Peter, Über einige Abänderungen an reziprok verschiedenen *Epilobium-hirsutum*-Bastarden. S. 197.

— Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihm ähnlichen Plasmone. S. 343.

— und D. Bakker, Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VIII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon mehrerer *Epilobium hirsutum*-Sippen, die bei reziproker Kreuzung Unterschiede der Pollenfertilität zeigen. S. 384.

Reck, Bruno, Zur Frage der Interferenz. S. 479.

Ross, Hans, Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. IV. Die verschiedene Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängenabhängigen und anderen Wuchsformen und die modifikativen Enthemmungen. S. 98.

— Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. V. Über die Peroxydaseaktivität in gehemmten und enthemmten Wuchsformen reziproker *Epilopium*-Bastarde mit der *hirsutum*-Sippe Jena. S. 187.

Straub, Josef, Zur Genetik der Trikotylie. S. 331.

Stubbe, Anna Elise und A. Kanellis, Vergleichende Untersuchungen der Wildtypen verschiedener *Drosophila*-Arten an Hand von Transplantationen der Augenanlagen. X. Vergleich der Wildtypen von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila phalerata*. S. 339.

— s. Kanellis, A. S. 130.

Timoféeff-Ressovsky s. Jordan, Ernst Pasqual und K. G. Zimmer. S. 67.

Zimmer, K. G. s. Jordan, Ernst Pasqual und N. W. Timoféeff-Resovsky. S. 67.

Band 82 **Inhalt.** 3./4. Heft

Seite

Michaelis, Peter, Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihm ähnlichen Plasmone. Mit 15 Textabbildungen. (München, 28. 5. 1900.) 343

Michaelis, Peter und D. Bakker, Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VIII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon mehrerer *Epilobium hirsutum*-Sippen, die bei reziproker Kreuzung Unterschiede der Pollenfertilität zeigen. Mit 10 Textabbildungen. (München, 28. 5. 1900.) 384

Marquardt, Hans, Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. Mit 10 Textabbildungen. (Oehringen i. Wttbg., 1. 10. 1910.) 415

Kühn, Alfred, Die Wirkung der Mutation va (venis abnormibus) bei *Ptychopoda seriata*. Mit 12 Textabbildungen. (Baden-Baden, 22. 4. 1885.) 430

Berhorn, Christel, Genetische Untersuchungen am Flügelgeäder der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Mit 22 Textabbildungen. (Herzebrock i. Westf., 20. 7. 1914.) 448

Reck, Bruno, Zur Frage der Interferenz. Mit 8 Textabbildungen. (Alt-Kischau, 17. 3. 1905.) 479

Harte, Cornelia, Cytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenotherenbastarden. Mit 9 Textabbildungen. (Hamburg-Altona, 6. 6. 1914.) 495

Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, den biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskripte sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: Sax, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics **32**, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

In Kürze erscheinen:

Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze

Von

Dr. Erwin Bünning
o. Professor an der Universität Tübingen

(Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, zweiter und dritter Band)

Mit 404 Abbildungen. XII, 464 Seiten. 1948

Halbleinen M 29.70

Inhaltsübersicht: **Grundfragen.** Allgemeine Grundlagen. — Überblick von den Faktoren und ihren Wirkungen. — **Aktivitätswechsel.** Die zellphysiologischen Grundlagen wechselnder Aktionsbereitschaft. — Die Ursachen des Wechselns der Aktivität. — **Wachstum, Zell- und Kernteilung.** Energetik des Wachstums. — Der Wachstumsverlauf. — Mechanismus des Wachstums. — Katalysatoren des Wachstums. — Kernwachstum, Kern- und Zellteilung. — **Die inneren Faktoren der Differenzierung.** Elementare Wechselwirkungen zwischen Zellen und Zellbestandteilen. — Erbgleichheit und -ungleichheit der somatischen Zellen. — Inäquale Teilungen. — Polarität. — Spontane Differenzierung und Musterbildung. — Die Bedeutung autonomer Veränderungen für die Determination. — Determination durch benachbarte Zellen und Gewebe. — Determinierende Hormone. — Determination durch andere Substanzen. — Förderung und Hemmung durch hormonreiche Orte, Korrelationen. — Die Stabilität der Determination. — Die Bildung spezifischer Formen aus den Zellen, Geweben und Organen. — **Die Bewegungsmechanismen.** Beziehungen zwischen Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie. — Turgorbewegungen. — Bewegungen durch negative Wandspannungen. — Mechanismus der Bewegungen durch Plasmakontraktionen — Bewegungen durch Ausnutzung von Oberflächenenergie. — Mechanik der Plasmaströmung. — Quellungsbewegungen. — **Die Wirkung äußerer Reize auf Bewegung und Entwicklung.** Grundprobleme der Reizwirkungen. — Wirkung mechanischer Reize. — Die Wirkung schädigender (energiereicher) Strahlenarten. — Wirkung des sichtbaren Lichts und der angrenzenden Spektralbereiche. — Temperaturwirkungen. — Die Wirkung des jahresperiodischen Wechsels äußerer Faktoren. — Wirkung der Elektrizität. — Schwerkraftwirkungen. — Wirkung chemischer Reize. — Bewegungen, bei denen die endonome Komponente stärker in den Vordergrund tritt. — Einige allgemeine Probleme der pflanzlichen Reiz- und Bewegungsphysiologie.

Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen

Von

Professor Dr. Otto Grosser

Dritte durchgesehene Auflage

Mit 160 Abbildungen (208 Einzelbildern). V, 143 Seiten. 1948

M 8.40

Inhaltsverzeichnis: Einleitung. **I. Die Progenese.** Die Geschlechtszellen. — Reifung der Geschlechtszellen. — Die Befruchtung. — **II. Die Blastogenese.** Furchung und Keimblattbildung bei kleinen und mittelgroßen Eiern. — Furchung und Keimblattbildung bei dotterreichen Eiern. — Eihäute und Embryonalanhänge. — Furchung, Keimblätter und Eihäute der Säugetiere und des Menschen. — Die Abkömmlinge der Keimblätter. — Abgrenzung des Körpers; Ausbildung der äußeren Körperform; Altersbestimmung der Keimlinge beim Menschen. — Die Placentation. Die Placentation beim Menschen. — **III. Die Organogenese.** A. Die Organe des inneren Keimblattes. — Der Darm und seine Drüsen. — Leibeshöhle und Zwerchfell. — Leber, Pankreas, Milz. — Kiemendarm und branchiogene Organe. — Zunge. — Atmungsapparat. — B. Die Organe des äußeren Keimblattes. — Gehirn und Rückenmark — Das Rückenmark. — Das Gehirn. — Rhombencephalon. — Mesencephalon. — Diencephalon. — Telencephalon. — Die Hirnhäute. — Die peripheren Nerven. — Sehorgan. — Nasenhöhle, Gesicht und Gaumen. — Kopfdarm. — Lippen, Zähne, Munddrüsen. — Gehör- und Gleichgewichtsorgan. — Geschmacksorgan. — Haut und Anhangsgebilde. — C. Die Organe des mittleren Keimblattes. — Epitheliale Organe; Urogenitalsystem. — Harnapparat. — Vor-, Ur- und Nachniere. — Harnblase und Sinus urogenitalis. — Geschlechtsorgane. — Keimdrüsen. — Ableitende Geschlechtswege. — Descensus und Bänder der Keimdrüsen. — Äußeres Genitale. — Nebenniere. — Endothelführende Organe; Gefäßsystem. — Herz. — Gefäß- und Blutbildung. — Arterien. — Venen. — Der fetale Blutkreislauf. — Lymphgefäße und Lymphknoten. — Bildungen des Sklerotoms: Skeletsystem. — Wirbelsäule. — Thorax. — Gliedmaßen. — Schädel. — Bildungen des Myotoms: Die Skeletmuskulatur. — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

US-W-1093. — 1200 Exemplare. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin • Göttingen • Heidelberg. — Printed in Germany.